R
CONTINUED
PAPER

Band 48 / Heft 3 *August 1961*

COMMONWEALTH INST.
OF ENTOMOLOGY LIBRARY
2 SEP 1961
IAL
ARATE EU.270
E&A

ZEITSCHRIFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

ZUGLEICH ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

BEGRÜNDET VON K. ESCHERICH

HERAUSGEGEBEN VON

W. ZWÖLFER

Dr. rer. nat., o. ö. Professor für angewandte Zoologie
an der Universität München

Mit 41 Abbildungen

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN
POSTVERLAGSORT HAMBURG

Inhalt

ORIGINALAUFSÄTZE

Erster Nachweis einer Eidiapause bei den Jassiden *Euscelis plebejus* Fall. und *lineolatus* Brullé (Homoptera Auchenorrhyncha). Von H. J. Müller .. 233

Zur Kenntnis des Rübenderbrüßlers *(Bothynoderes punctiventris* Germ.) Teil I. Von O. Auersch 242

Über Entwicklung und Rückgang der Giftresistenz bei *Tetranychus urticae* Koch und deren Abhängigkeit von der Wirtspflanze. Von Farid Saba 265

Über das Auftreten von Gynandern in Zuchten der Grünen Pfirsichblattlaus *Myzus persicae* (Sulz.). Von F. P. Müller 294

Konstitution und Wirkung von Insektiziden, Mitt. IV. Von R. Riemschneider 301

Quantitative Untersuchungen über die Bedeutung der Asseln und der Bakterien für die Fallaubzersetzung unter Berücksichtigung der Wirkung künstlicher Düngemittelzusätze, Teil I. Von A. Biwer 307

Sex-ratio varialbility of *Ceroplastodes guilliermondi*, Mahd. Von S. Mahdihassan 329

Ipiden (Col.) und Gewässer. Von H. E. Wichmann 331

MITTEILUNGEN

Deutsche Gesellschaft für Parasitologie 338

PERSONALIEN

Prof. Dr. Erich Martini zum Gedächtnis. Von F. Peus 339

Schriftleitung: Alle Einsendungen sind mit dem ausdrücklichen Vermerk „Für Zeitschrift für angewandte Entomologie" ausschließlich an Prof. Dr. W. Zwölfer, München 13, Amalienstr. 52, Gartengeb., zu richten.

Manuskripte: Die Zeitschrift veröffentlicht Originalabhandlungen, kleine Mitteilungen und Buchbesprechungen. Die Beiträge sind so kurz und präzise wie möglich zu halten. Tabellen und Abbildungen wird gebeten, auf das Notwendigste zu beschränken. Jeder Abhandlung ist am Schluß eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in deutscher und, wenn möglich, englischer Sprache anzufügen. Die Titel zitierter Zeitschriften sind nach den internationalen Regeln zu kürzen. Für Manuskripte, die einen Umfang von 50 Seiten übersteigen, bittet der Herausgeber, vor Absendung mit ihm Fühlung aufzunehmen.
Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu schreiben und Sperrungen möglichst zu vermeiden. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen, die bereits erfolgten Veröffentlichungen entnommen werden sollen, ist eine genaue Quellenangabe erforderlich.
Mit der Übergabe des Manuskriptes überträgt der Verfasser dem Verlag Paul Parey das Recht, die Herstellung von photomechanischen Vervielfältigungen in gewerblichen Unternehmen zum innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 1958 zu genehmigen.

Honorierung: Das Mitarbeiterhonorar beträgt DM 40,– je Druckbogen von 16 Seiten. Mehr als drei Druckbogen je Beitrag werden nicht honoriert. Der von Abbildungen und Tabellen eingenommene Raum sowie Doktor-Dissertationen sind honorarfrei.

Sonderdrucke: Die Verfasser von Originalarbeiten erhalten von ihrem Beitrag nach Druckbeendigung auf Wunsch unberechnet 30 Sonderdrucke, die Verfasser von Doktor-Arbeiten 50 Sonderdrucke. Mehrbedarf kann gegen Berechnung angefertigt werden, jedoch nur, wenn die Bestellung unmittelbar mit der Rücksendung der Fahnenkorrektur, spätestens der 1. Umbruchkorrektur, bei der Schriftleitung aufgegeben worden ist.

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks und der photomechanischen Wiedergabe, sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 1958 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für Photokopiergebühren beim Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V., Frankfurt/Main, Gr. Hirschgraben 17/19, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jedes Photokopierblatt eine Marke im Betrag von DM 0,30 zu verwenden.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint in zwangloser Folge im Umfang von ungefähr 7 Druckbogen je Heft. Jährlich erscheinen etwa 6 bis 8 Hefte, von denen 4 jeweils einen Band bilden. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes und verlängert sich jeweils stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Die Hefte werden einzeln berechnet. Der Preis beträgt je Druckbogen etwa DM 4,–. Der Preis der Hefte außerhalb des Abonnements ist jeweils um 10 % teurer.
Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstr. 12, bestellt werden.

© Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1961 · Printed in Germany by Westholst. Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holstein

Z. ang. Ent. Bd. 48 (1961) H. 3 S. 233–344

Abonnementspreis dieses Heftes DM 29,10 Einzelpreis DM 32,—

Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin
Entomologische Abteilung

Erster Nachweis einer Eidiapause bei den Jassiden *Euscelis plebejus* Fall. und *lineolatus* Brullé (Homoptera Auchenorrhyncha)[1]

Von H. J. Müller

Mit 1 Abbildung

Wie für alle Organismen der gemäßigten und kälteren Klimagebiete besteht auch für die Insekten ökophysiologisch eine fundamentale Schwierigkeit in der Aufgabe, mit einem ausreichend großen Populationsanteil über die lebensfeindliche, kalte und mehr oder weniger nahrungsarme Jahreszeit hinwegzukommen (Hibernation). Man war zunächst geneigt anzunehmen, daß die dazu notwendige physiologische Inaktivierung stets unmittelbar von der niederen bzw. absinkenden Temperatur abhänge und beherrscht werde. Zweifellos ist eine solche (temperaturbedingte) Quieszenz, die mit Wiederanstieg der Temperatur jederzeit reversibel ist, besonders bezüglich der Aktivität häufig verwirklicht. In zunehmendem Maße fanden sich aber Fälle, bei denen eine einmal eingetretene Entwicklungshemmung (— die unter Umständen nur die weibliche Gonade zu betreffen braucht —) über mehr oder weniger lange Zeit durch Temperaturerhöhung nicht beseitigt werden kann. Solche als Diapause bezeichneten Fälle zeitweilig temperaturrefraktärer Dormanz treten in den verschiedensten, artspezifisch aber jeweils bestimmten Entwicklungsstadien ein. Quieszenz kann daneben in anderen Stadien oder auch partiell parallel zur Diapause vorkommen, so daß die einmal von Roubaud vorgeschlagene Unterscheidung homodynamischer und heterodynamischer Arten praktisch schwer durchführbar ist. Bei näherem Zusehen zeigt sich auch, daß —in Abhängigkeit von bestimmten Umweltfaktoren (Temperatur, Photoperiode usw.) — oft ein gewisser Prozentsatz der Individuen nicht in Diapause geht, oder aber umgekehrt auch unter günstigsten Bedingungen in Diapause eintritt (*Leptinotarsa*, de Wilde).

Für potentiell rein homodynamisch hatten wir bisher auch die beiden Zwergzikaden *Euscelis plebejus* Fall. und *E. lineolatus* Brullé gehalten, die neuerdings als Vektoren bestimmter Vergrünungsviren (green petal of strawberry and phyllody of clover, southern stolbur) phytopathologische Bedeutung erlangten. In Gewächshauskulturen produzieren sie bei 20° C in pau-

[1] Seinem verehrten Lehrer und Freunde, Professor Dr. Paul Buchner, zum 75. Geburtstage gewidmet.

senloser Folge durchschnittlich sechs Generationen im Jahr mit nur selten schwankender Fertilität. Im Freien dagegen entstehen unter mitteleuropäischen Verhältnissen bei *E. plebejus* meist nur zwei volle Generationen, von denen die eine auf mittleren Larvenstadien überwintert. Diese überwinternden Larven entwickeln sich aber jederzeit sofort weiter, wenn sie in höhere Temperaturen gebracht werden, weisen also lediglich eine Quieszenz auf.

Den ersten Hinweis auf die mögliche Existenz einer Eidiapause bei *E. plebejus* ergaben unter Freilandbedingungen zu anderen Zwecken geführte, gemischte Wildfangpopulationen von *E. plebejus* und *E. distinguendus*. *E. distinguendus* tritt an allen mitteleuropäischen Fundorten fast ausnahmslos an solchen xerothermen Standorten auf, die auch noch von *E. plebejus* besiedelt werden. Da die Weibchen beider Arten bis vor kurzem nicht sicher unterschieden werden konnten, ließ sich in *distinguendus*-Wildfang-Zuchten die Anwesenheit von *E. plebejus*-Weibchen nicht ausschließen. Da *E. distinguendus* aber zweifellos mit diapausierenden Eiern überwintert, mußte sich eine saubere Trennung der beiden Arten bei der Überwinterung erreichen lassen, wenn im Spätherbst nach dem natürlichen Absterben der Imagines alle Larven, die ja nur zu *plebejus* gehören können, durch Herausfangen und Insektizidbehandlung aus den Zuchten eliminiert wurden, so daß — in Blätter oder Stengel der Nährpflanzen versenkt — also höchstens *distinguendus*-Eier zurückbleiben konnten. Junglarven, die im Frühjahr an den zur Zucht dienenden, mit Perlongaze gebeutelten Rasenbülten erscheinen, müßten sich dann ausschließlich zu *E. distinguendus* entwickeln. In zwei aufeinanderfolgenden Jahren schlüpften aber in allen solchen Zuchten überraschenderweise stets auch zahlreiche *plebejus*-Larven. Neben den *distinguendus*-Eiern hatten also auch viele *plebejus*-Eier überwintert. Es entstand daraus die Frage, ob es sich hierbei um einfache Quieszenz oder um Diapause handele; denn es bestand natürlich die Möglichkeit, daß spät im Herbst abgelegte *plebejus*-Eier sich nur infolge der einsetzenden Abkühlung nicht weiterentwickeln und erst nach der Frühjahrserwärmung zum Schlüpfen kommen konnten. Dagegen sprach allerdings der sehr späte Schlupf, der erst Ende April und im Mai begann.

Methodik

Die einfachste ökologische Methode, Quieszenz- und Diapause-Eier zu trennen, besteht in der Einschaltung einer mehrwöchigen Wärmeperiode von 20° C nach Ablage der letzten Gelege im Spätherbst. Da bei 20° C die Embryonalentwicklung von *E. plebejus* (und *lineolatus*) in spätestens 20 Tagen beendet ist, müssen nach sechs Wochen alle diejenigen Eier längst geschlüpft sein, die nur zu einer (temperaturabhängigen) Quieszenz befähigt sind. Die diapausierenden können dagegen erst schlüpfen, wenn sie eine längere (normalerweise mehrmonatige) Periode niederer Temperatur (normale Winterverhältnisse) durchgemacht haben. Die meist aus *Vicia faba* und *Dactylis glomerata* bestehenden Zuchtbülten wurden deshalb anschließend (Anfang Januar) wieder ins Freie gebracht und nach Eintritt der Frühjahrserwärmung weiter regelmäßig auf Larven kontrolliert.

Es konnte vermutet werden, daß – wenn bei *E. plebejus* überhaupt Eidiapausen auftraten – diese später im Jahre häufiger induziert würden als im Sommer. In einer zweiten Versuchsserie wurden deshalb Gelege aufeinanderfolgender, jeweils etwa vierzehntägiger Ablegeperioden (von Ende August bis Ende November 1959) getrennt gehalten und kontrolliert, sonst aber ebenso behandelt wie im Grundversuch.

Mehr zur Kontrolle lief im Freiland eine ähnliche Versuchsreihe mit fraktionierten Ablagen, die jedoch im Spätherbst keine künstliche Wärmeperiode erhielt, um die natürlichen Verhältnisse zu prüfen.

Alle Zuchten wurden Ende November zweimal mit Exodal und Nikofum beräuchert, um störende Aphiden abzutöten und bei Kontrollen etwa übersehene *Euscelis*-Junglarven auszuschalten. Das Absterben, Vertrocknen bzw. mehr oder weniger Verrotten der Wirtspflanzen schadet den *Euscelis*-Eiern nicht oder nur zu einem geringen Prozentsatz. Es ist nur notwendig, beizeiten für frische Nahrung für die zarten Junglarven zu sorgen. Wenn das Knaulgras nicht rechtzeitig austrieb, wurden einige Ackerbohnensamen in die Topferde gesteckt, deren Keime ideale Nahrungsquellen für *E. plebejus* und *E. lineolatus* darstellen.

Entsprechende Serien wurden auch mit dem atlantisch-mediterran verbreiteten *E. lineolatus* durchgeführt.

Ergebnisse

Die zahlenmäßige Ausbeute der Versuche wurde wahrscheinlich durch eine nicht vorausgesehene ovicide Wirkung der Nikofum-Exodal-Behandlung beeinträchtigt, die offenbar einen nicht unerheblichen Teil der Eier vernichtete. In einem nachträglich angesetzten Kontrollversuch mit bestimmten Eizahlen ergab sich, daß dabei nur ca. 25 % der Eier schlüpften. Trotz der verringerten Eizahlen scheinen aber die Ergebnisse eindeutig.

Aus Gelegen, die zwischen Ende August und Anfang Oktober 1959 unter Freilandbedingungen abgelegt wurden, schlüpften im Grundversuch insgesamt 98 Larven, davon etwas über 80 % noch im Oktober im Freiland, keine weiteren bei der darauffolgenden künstlichen Wärmebehandlung, die restlichen 19,4 % aber erst bei der natürlichen Erwärmung im Mai des folgenden Jahres. Diese Frühjahrslarven müssen also im Embryonalstadium eine Diapause durchlaufen haben. Sie hätten sonst spätestens während der sechswöchigen Wärmeperiode im Gewächshaus schlüpfen müssen, wenn ihre Entwicklungsgeschwindigkeit im Freien etwa durch die absinkenden Herbsttemperaturen lediglich reversibel abgebremst worden wäre.

Dieser erste Beweis für das Vorkommen von diapausierenden Eiern bei *E. plebejus* bestätigte sich in dem (zweiten) Versuch mit nach Ablagezeiten

Tabelle 1

Eiablage von - bis	Anzahl der geschlüpften Larven: vor der Einwinterung im Freien Herbst 1959	während 6 Wochen bei 20° im Gewächshaus 1. 12. 59-14. 1. 60	nach der Überwinterung im Freien Mai 1960	Prozentsatz diapausierender Eier
27. 8.–10. 9.	160	0	8	5,0
26. 8.–16. 9.	79	0	11	12,2
10. 9.– 2. 10.	1	0	37	97,5
16. 9.– 6. 10.	0	0	8	100,0
2. 10.–13. 10.	0	0	7	100,0
13. 10.–27. 10.	0	0	1	100,0
27. 10.–10. 11.	0	0	3	100,0
10. 11.– 2. 12.	0	0	0	—

Schlupffolge überwinternder Eier von *Euscelis plebejus* Fall. unter Einschaltung einer künstlichen Wärmeperiode. Einzelheiten im Text.

getrennt gehaltenen Eiablagen, wie aus der folgenden Tabelle 1 hervorgeht, in der auch die zwei Fraktionen des Grundversuchs mit aufgeführt sind. Zwar nimmt mit dem Fortschreiten der Jahreszeit die Anzahl der abgelegten

Eier, besonders ab Oktober, überhaupt sehr stark ab, doch wird die zugleich zunehmende Tendenz zur Erhöhung des Prozentsatzes diapausierender Eier deutlich erkennbar. Bis etwa Mitte September ist ihr Anteil in den Gelegen noch gering, während er danach fast sprunghaft 100% erreicht.

In der von Anfang Dezember bis Mitte Januar eingeschalteten künstlichen Wärme- und Langtagperiode schlüpften überhaupt keine Larven. Bis Ende November waren also alle Subitaneier bereits unter den Freilandverhältnissen geschlüpft, da offensichtlich die Herbstwitterung ihre völlige Entwicklung noch erlaubt hatte. Die Mehrzahl der spät abgelegten Eier aber war in Diapause eingetreten.

In Tabelle 2 sind die Ergebnisse der Freilandserie wiedergegeben, die zwar am 20. und 24. November einer Insekticidbehandlung unterzogen wurde, aber keine künstliche Wärmeperiode erhielt. Ohne die eindeutigen

Tabelle 2

Eiablage von - bis	Anzahl der geschlüpften Larven vor der Überwinterung bis Mitte Oktober 1959	Anzahl der geschlüpften Larven nach der Überwinterung im Frühjahr (Mai) 1960	Prozentsatz der überwinterten, offenbar diapausierenden Eier
7. 8.–26. 8.	258	58	18,3
26. 8.–10. 9.	96	38	28,3
10. 9.–22. 9.	3	83	96,5
22. 9.– 6. 10.	0	24	100,0
6. 10.–19. 12.	0	30	100,0

Schlupffolge überwinternder Eigelege von *Euscelis plebejus* Fall. im Freiland.

Ergebnisse der vorausgegangenen Versuche könnte also nicht entschieden werden, ob die erst im Frühjahr erscheinenden Larven aus Diapause- oder aus Quieszenz-Eiern hervorgegangen wären. Da aber auch durch die Wärmebehandlung in den vorangehenden Versuchen keine weiteren Eier zur Entwicklung gebracht werden konnten, dürfen die erst im Mai auftretenden Junglarven der Freilandserie ohne Bedenken auf diapausierende Eier bezogen werden. Die Ergebnisse decken sich zudem völlig mit denen der ersten Serien. Bis Mitte September ist der Prozentsatz der diapausierenden Eier gering, steigt aber dann sprunghaft auf 100% an.

Tabelle 3

Eiablage von - bis	Anzahl der geschlüpften Larven vor der Einwinterung im Freien Herbst 1959	während der künstlichen Wärmeperiode im Gewächshaus 20° 1. 12. 59–14. 1. 60	nach der Überwinterung im Freien Mai 1960	Prozentsatz überwinternder Eier in Quieszenz	in Diapause
28. 7.–26. 8.	152	0	0	0	0
26. 8.–16. 9.	28	4	2	11,8	5,9
16. 9.– 1. 10.	0	11	2	84,5	15,4
1. 10.–27. 10.	0	25	3	89,5	10,5

Schlupffolge überwinternder Eier von *Euscelis lineolatus* Brullé unter Einschaltung einer künstlichen Wärmeperiode. Weitere Hinweise im Text.

Ein etwas anderes Bild bietet sich bei einem Parallelversuch mit *E. lineolatus* (Tabelle 3). August-Ablagen schlüpfen noch vollständig im Herbst. In der ersten Septemberhälfte abgelegte Eier überwintern schon zu ca. 17%, später produzierte ohne Ausnahme alle. Der Anteil diapausierender Eier ist dabei aber viel geringer als bei *E. plebejus*. Mehr als vier Fünftel aller überwinternden Eier ließen sich durch eine künstliche Wärmeperiode zu Beginn des Winters noch zum Schlüpfen bringen, gehören also zum Typ der Subitaneier, die nur infolge des Absinkens der Temperaturen im Herbst in Quieszenz verfallen. Nur ein geringer Prozentsatz macht eine echte Diapause durch und entläßt die Larven erst im Frühjahr.

Diskussion

Von beiden *Euscelis*-Arten werden also zu Ende der herbstlichen Eiablageperiode Eier produziert, die den Winter über diapausieren und selbst unter günstigen Entwicklungsbedingungen (Wärme usw.) zunächst nicht schlüpfen, sondern offenbar erst eine Zeitlang niedere Temperaturen benötigen, wie die meisten diapausierenden Insekten. Sowohl über den Zeitpunkt wie über die Ursachen der Diapause-Induktion und über die zu ihrem Ablauf erforderlichen Bedingungen usw. können nur weitere Experimente Auskunft geben. Sie dürften unschwer durchzuführen sein, weil sich mit der Pertelarmethodik (siehe H. J. Müller 1954) leicht unter definierten Umweltbedingungen zeitlich genau bestimmte Eiablagen gewinnen lassen, der Verlauf der Embryonalentwicklung in den weitgehend durchsichtigen Eiern gut zu verfolgen ist (siehe Sander 1959) und aus dem Wirtspflanzengewebe herausgelöste Eier unter Wasser in Blockschälchen einfach gehalten und verschiedenen Bedingungen (Temperaturen!) unterworfen werden können.

Vorerst kann nur die Photoperiode als alleiniger Induktionsfaktor ausgeschlossen werden, da die Fortpflanzung in unseren Stammzuchten bei 20° C auch bei achtstündigem Kurztag über viele Generationen ohne merkliche Minderung der Vermehrungsrate mit praktisch der gleichen, rein temperaturabhängigen Geschwindigkeit und Intensität abläuft wie bei Langtag. Dies war überhaupt der Grund, beide *Euscelis*-Arten für rein homodynamisch zu halten, obwohl natürlich ein geringer Prozentsatz nichtschlüpfender — weil diapausierender — Eier bei der angewendeten Methodik unbemerkt geblieben sein könnte. Es ist aber gut möglich, daß Kurztag unter einer bestimmten kritischen Länge eine conditio sine qua non für die Diapause-Auslösung der *Euscelis*-Eier darstellt, die jedoch erst bei niederen Temperaturen zur Wirkung kommen kann. Viele photoperiodisch beeinflußte Diapausen werden bekanntlich von höheren Temperaturen mehr oder weniger weitgehend unterdrückt.

Auffällig und charakteristisch ist, daß in beiden Fällen, wenn auch in verschiedenem Ausmaße, die Eidiapause zweifellos nur einen relativ kleinen Prozentsatz der Gesamteiproduktion betrifft und offenbar erst zu Ende der Vegetationszeit auftritt und infolgedessen daneben jeweils noch eine andere Überwinterungsform, nämlich Quieszenz, existiert, in welcher der Hauptanteil der Population überlebt: nämlich *E. plebejus* mit mittleren Larvenstadien und *E. lineolatus* mit Subitaneiern.

Für die Phaenologie und Bionomie dieser beiden durch eigentümliche photoperiodisch bedingte Saisondimorphismen (in bezug auf Größe, Pigmentierungsgrad und besonders die Form und Größe der Aedoeagusspitze) ausgezeichneten *Euscelis*-Arten (H. J. Müller 1957) ergeben sich im Zusammenhang damit einige bedeutsame Folgerungen, die sich am besten in einer schematischen Übersicht darstellen lassen (Abb. 1).

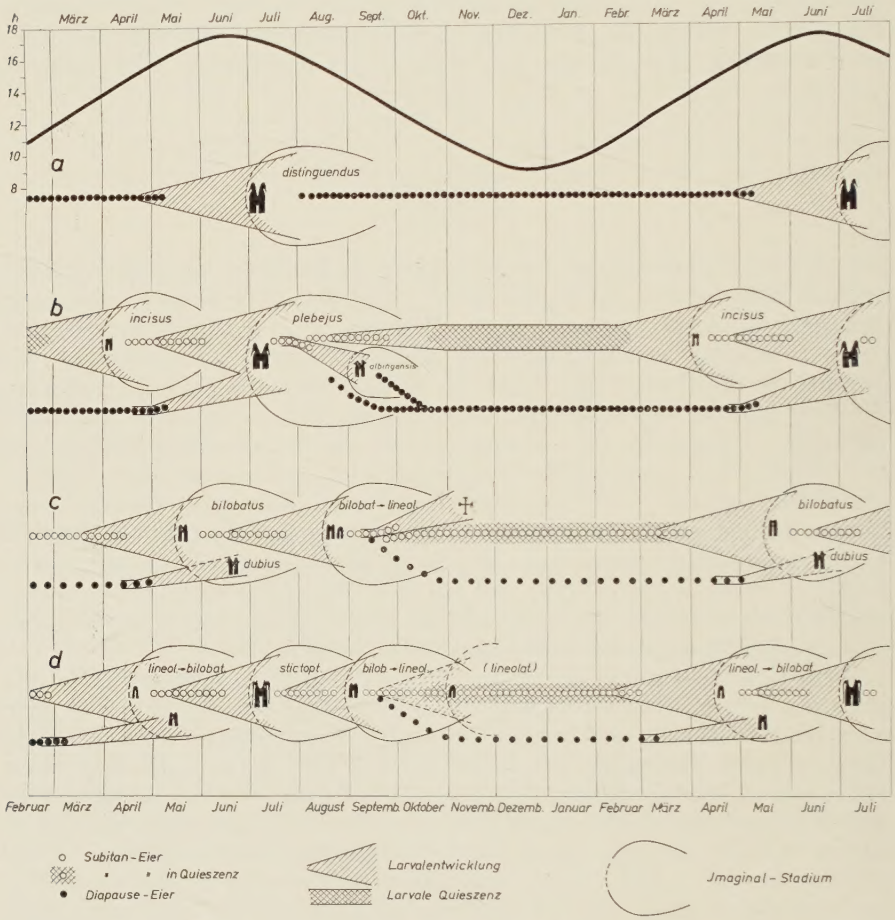


Abb. 1. Vergleichende schematische Darstellung der Generationenfolge und Phaenologie von vier *Euscelis*-Arten unter besonderer Berücksichtigung des Einflusses der Photoperiode (Tageslängenkurve oben) auf die Gestalt und Größe der Aedoeagusspitze (schwarze Figuren) und der Überwinterungsformen.

a. der monovoltine Zyklus von *E. distinguendus* Kbm.
b. der bivoltine Zyklus von *E. plebejus* Fall.
c. der bivoltine Zyklus von *E. lineolatus* Brullé in Nordwesteuropa
d. der hypothetische polyvoltine Zyklus von *E. lineolatus* in Südwesteuropa

Die Namen beziehen sich auf die Saisonmodifikationen.

Den einfachsten Fall (Abb. 1a) stellt der oben erwähnte einbrütige *Euscelis distinguendus* Kbm. dar, bei welchem — allerdings noch ohne experimentelle Nachprüfung beurteilt — offenbar alle Eier diapausieren. Sie ent-

wickeln sich in Freilandzuchten erst spät im Frühjahr weiter, so daß die im Mai schlüpfenden Larven etwa erst ab Ende Juni/Anfang Juli Imagines ergeben. Unter diesen Umständen kann sich nur e i n e Generation pro Jahr entwickeln. Für diese auf höhere Breiten und Lagen bzw. extreme Standorte beschränkte Art erscheint das gut verständlich.

Bei *Euscelis plebejus* Fall. (Abb. 1b) dagegen liefern die Weibchen der Sommergeneration (forma *plebejus*) — wie wir nun wissen — zwei Arten von Eiern: anfangs, im Spätsommer, überwiegend Subitaneier, denen noch im Herbst (überwinternde) Larven entschlüpfen, später, ab Mitte September, nur noch Diapause-Eier, die wie jene von *distinguendus* erst im Frühjahr Larven der nächstjährigen *plebejus*-Generation ergeben. (Das Kontingent der Diapause-Eier wird möglicherweise noch durch Weibchen der *albingensis*-Generation verstärkt, die sich in sehr warmen Jahren und Lagen aus den ersten (Juli-) Subitaneiern der *plebejus*-Generation eventuell noch bis zur Fortpflanzungsreife entwickeln können.) Die Generationenfolge von *E. plebejus* läuft also zweispurig: einmal mit einem offenbar normalen und breiteren bivoltinen Gleis (*incisus — plebejus — incisus* usf.), das durch Subitaneier charakterisiert ist, und zum anderen mit einem schmalen, quasi als Sicherung wirkenden monovoltinen Gleis (*plebejus — plebejus — plebejus* usf.), das durch Diapause- Eier ausgezeichnet ist. Beide treffen und überschneiden sich alljährlich in der *plebejus*-Generation des Sommers und stellen nicht etwa ökologische Rassen oder erblich getrennte Populationen, sondern ephemere, exogen induzierte Linien dar, die in jedem Jahre und wahrscheinlich in wechselndem Ausmaße neu entstehen. Allein die Fähigkeit, sowohl auf mittleren Larvenstadien den winterlichen Klimabedingungen Mitteleuropas gewachsen zu sein, wie nur unter bestimmten Bedingungen Diapause-Eier zu erzeugen, dürfte endogen festgelegt sein und diese Zweigleisigkeit der Generationenfolge genetisch garantieren. Schon früher wurde festgestellt (H. J. Müller 1957), daß an der Nordgrenze des Territoriums in Schweden bei 58° n.B. nach den vorliegenden Aufsammlungen nur die *plebejus*-Form vorkommt. Hier kann wegen der zu niedrigen Wintertemperaturen offenbar keine larvale Hibernation stattfinden, so daß nur der monovoltine Ast existenzfähig bleibt (ähnlich *distinguendus*). In welcher durch die Aedoeagusgestalt repräsentierten Erscheinungsform die Art jeweils auftritt, hängt in erster Linie von der Photoperiode ab, unter der die Larven aufwachsen, wie die Lage der Larvalzeiten zur Tageslängenkurve im Diagramm ohne weiteres erkennen läßt.

Eine ähnliche, aber gewissermaßen phasenverschobene (siehe auch H. J. Müller 1957, p. 397) Doppellinigkeit findet sich auch bei dem atlantisch-mediterran verbreiteten Formenzyklus *Euscelis lineolatus* Brullé (Abb. 1c + d). Auch hier produzieren die Weibchen der letzten herbstlichen Imaginalgeneration zwei Eitypen: in überwiegendem Maße Subitaneier, daneben und nur zuletzt relativ wenige Diapause-Eier. Zumindesten unter mitteleuropäischen Freilandbedingungen vermögen jedoch die Larven nicht zu überwintern. Sie sterben mit Einbruch der Winterkälte ab.

Dafür lieferten im Freilandinsektarium an *Vicia faba*-Jungpflanzen gehaltene Vergleichszuchten gleichaltriger Larvenpopulationen von *E. plebejus* und *E. lineolatus* (aus Eiablagen vom 4. bis 11. 8. 1959) im Herbst 1959 aufschlußreiche Beweise. Die L_1 beider Arten erschienen genau gleichzeitig um die August/September-Wende, zeigten aber dann sehr unterschiedliches Entwicklungstempo, so daß am 6. Oktober etwa ein Drittel der *lineolatus*-Population bereits das Imaginalstadium und der Rest das L_5, *plebejus* dagegen erst

mittlere Stadien erreicht hatte. Bei Einbruch des Winters (Anfang Dezember) stand *plebejus* im L_4 und L_5, während alle *lineolatus* zu Imagines geworden waren. In der Folge starben aber die *lineolatus*-Imagines sowie weitere später erzeugte Larven im Freiland ab, während die *plebejus*-Larven mittlerer Stadien dort den Winter glatt überstanden.

Demnach liegt die untere Entwicklungsschwelle für den atlantischen *E. lineolatus* offenbar niedriger als für den mehr kontinentalen *plebejus*, obwohl bei 20° C beide etwa gleich schnell heranwachsen und obwohl *lineolatus* im Gegensatz zu *plebejus* wenigstens in Mitteldeutschland nicht zu larvaler Überwinterung fähig zu sein scheint. Man kann das als Anpassungserscheinung an die klimatisch unterschiedlichen Territorien auffassen. *E. lineolatus* vermag sich im kühlen, aber nicht zu kalten atlantischen Winterhalbjahr im Herbst noch lange bzw. im Frühjahr schon bald wieder (als Larve oder als Embryo) weiterzuentwickeln, übersteht die seltene scharfe Kälte aber vielleicht nur mit den wenigen Diapause-Eiern. Die Larven des an kontinentale Winter angepaßten *E. plebejus* dagegen entwickeln sich schon bei Kühle nur noch langsam, vermögen aber Kälte besser zu ertragen. Als Reserve ist ein größerer Prozentsatz von Diapause-Eiern vorhanden.

Während der mehr kontinental verbreitete *plebejus*-Doppelzyklus infolgedessen relativ starr ist und nur an seiner Nordgrenze auf das univoltine Gleis reduziert wird (s. o.), ist der mediterran-atlantische *lineolatus*-Zyklus wesentlich plastischer. In Nordwesteuropa (Abb. 1c) entsteht die erste Imaginalgeneration, wie wir nun annehmen dürfen, wohl in erster Linie aus Quieszenz-Eiern ab Mitte Mai in der *bilobatus*-Form. Ob die kleine Diapause-Ei-Generation hier oder später einmündet, ist zunächst unsicher. Sie könnte eventuell für die vereinzelten (am Aedoeagus wenigstens Ansätze von Dornen tragenden) *dubius*-Formen verantwortlich sein, die in Holland erbeutet wurden (siehe H. J. Müller 1957). Die langdornigen Aedoeagusformen *(stictopterus)* fehlen hier im allgemeinen, da sich die erste Larvalgeneration im April und Anfang Mai unter *noch zu kurzen*, die zweite im Juli/August unter *schon wieder zu kurzen* Photoperioden entwickelt, so daß die Herbstgeneration wieder nur *bilobatus*- und *lineolatus*-Typen umfaßt. Die Phasenverschiebung gegenüber *E. plebejus* beruht also in erster Linie auf der Überwinterungsform, die im Frühjahr der ersten Generation von *E. plebejus* mit mittleren Larven einen Vorsprung vor *lineolatus* gibt, der sich dann noch im Embryonalstadium befindet.

In wärmeren Gebieten, sicher schon in Südfrankreich, wo sich die überwinternden Quieszenz-Eier vermutlich schon einen Monat früher zu entwikkeln beginnen, unter Umständen auch Imagines zu überwintern vermögen, verschiebt und beschleunigt sich der *lineolatus*-Zyklus (Abb. 1d) so, daß nun quasi eine dritte Generation eingeschoben wird, deren Larven sich im Mittsommer bei extremen Tageslängen entwickeln und so langdornige *stictopterus*-Formen ergeben können. Im Spätherbst dürfte eventuell eine vierte Generation *(lineolatus)* möglich sein.

Wenn auch diese Befunde in vielen Punkten noch einer eingehenden Nachprüfung, womöglich an Material verschiedener Herkunft, erfordern, so tragen sie doch schon zu einem besseren Verständnis der unterschiedlichen Generationszyklen der saisondimorphen *Euscelis*-Arten im Freiland bei.

Zusammenfassung

Bei den Jassiden *Euscelis plebejus* Fall. und *Euscelis lineolatus* Brullé werden im Herbst in zunehmendem Maße ausschließlich *(plebejus)* oder bis zu einem gewissen Prozentsatz Eier abgelegt, die eine Diapause durchmachen. In beiden Fällen bilden diese aber nur eine Nebenform der Überwinterung, da bei *plebejus* die Mehrzahl der früher (bis Ende September) abgelegten Eier im Freien noch schlüpft und die entstehenden Larven auf mittleren Stadien in Quieszenz überwintern, während Herbst-Weibchen von *lineolatus* vorwiegend Subitaneier erzeugen, die ebenfalls in Quieszenz den Winter überdauern. Die ökologische und phaenologische Bedeutung dieser doppelgleisigen Überwinterung für die Generationenfolge und das photoperiodisch bedingte Erscheinungsbild der saisondimorphen *Euscelis*-Arten wird dargestellt.

Summary

In autumn the females of the leafhoppers *Euscelis plebejus* Fall. and *E. lineolatus* Brullé produce an increasing proportion (*plebejus* finally 100%) of eggs, which enter diapause and do not hatch before the next spring. In both species this egg diapause nevertheless performs an only additional mode of hibernation. The majority of the *E. plebejus* eggs laid until the midst of September still hatch in autumn and the resulting larvae are able to overwinter by quiescence on middle stages. The *lineolatus* females in contrast produce — also later in the season — a higher percentage of nondiapausing eggs passing the winter in quiescence too. The ecological and phenological consequences of these dual hibernation lines are discussed specially in view both of the generation cycles of *Euscelis* species in Europe and of the different appearance of their saisonal forms induced by daylength during larval development.

Literatur

Müller, H. J.: Über die Massen- und Pertelarzucht der Jasside *Euscelis plebejus* Fall. (Homoptera Auchenorrhyncha) sowie anderer Pflanzensaftsauger. Beitr. Ent. **4**, 546 bis 552, 1954.

— Die Wirkung exogener Faktoren auf die zyklische Formenbildung der Insekten, insbesondere der Gattung *Euscelis* (Hom. Auchenorrhyncha). Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol., Geogr. Tiere **85**, 317–430, 1957.

Sander, K.: Analyse des ooplasmatischen Reaktionssystems von *Euscelis plebejus* Fall. (Cicadina) durch Isolieren und Kombinieren von Keimteilen. I. Mitteilung. Die Differenzierungsleistung vorderer und hinterer Eiteile. Roux' Arch. Ent. mech. **151**, 430 bis 497, 1959.

Zur Kenntnis des Rübenderbrüßlers *(Bothynoderes punctiventris* Germ.*)*

Teil I

Von O. Auersch, Halle

Mit 9 Abbildungen

I. Einleitung

Der Rübenderbrüßler (*Bothynoderes [Cleonus] punctiventris* Germ.) gehört systematisch zur Familie der *Curculionidae,* und zwar zur Unterfamilie der *Cleoninae* und zum Tribus der *Cleonini.*

Er wird vulgär als „Derbrüßler" bezeichnet, wobei sich das Wort „derb" auf die Festigkeit und Stärke der Chitinisierung bezieht. Beide Geschlechter dieses Käfers sind weiß beschuppt und tragen durch schuppenfreie Stellen die gleiche Zeichnung, die vor allem in einer schräg nach hinten verlaufenden Querbinde auf jeder Flügeldecke besteht. Die letzten 4 Segmente haben jeweils in der Mitte ventral eine Stelle von 0,8 bis 1,0 mm Durchmesser, die keine Schuppen aufweist und nie fehlt. Die so entstehenden schwarzen Punkte sind artspezifisch und darum für die Artbezeichnung bestimmend gewesen. Mit derselben Konstanz beobachtet man in der hinteren Hälfte jeder Elytre auf einer kleinen Erhöhung lokal angehäuft Schuppen, die weiße Flecken bilden.

Von dem in Rede stehenden Rüsselkäfer sind mehrere Aberrationen bekannt, die in der Literatur als: *a sareptensis* Chevr., *attenebrosus* Gyllh. und a stigma angeführt werden. Überdies enthält das Schrifttum folgende Synonyme: *sareptanus* Reitter und *uniformis* Chevr.

Wenn man in der Schädlingsforschung das Massenwechselverhalten der Insekten in den Vordergrund der Betrachtungen rückt, kommt dem Rübenderbrüßler auf Grund der Erfahrungen, die in den letzten 2½ Jahrzehnten gesammelt werden konnten, eine besondere Aufmerksamkeit zu. Er zeigt in gewisser Hinsicht anschaulich, daß die populationsdynamischen Untersuchungen systematisch durchzuführen sind, wenn sie tiefergehende gradologische Erkenntnisse vermitteln sollen. Er läßt zudem erkennen, daß auch solche Insekten zu beachten sind, die als „indifferent" gelten bzw. die sich soeben als Schädlinge von Kulturpflanzen erwiesen, sebst dann, wenn ihnen noch keine wirtschaftliche Bedeutung beizumessen ist.

Es darf angenommen werden, daß *Bothynoderes punctiventris* im Hauptschadgebiet der damaligen Provinz Sachsen-Anhalt bereits in den zwanziger Jahren nennenswerte Populationsdichten erreicht hatte, die an Rübenbeständen Schäden verursachten. So war der Derbrüßler wahrscheinlich an den Schädigungen entscheidend beteiligt, über die K. R. Müller 1925 von *Tanymecus palliatus* Fabr. berichtete.

Zur gleichen Zeit wurde dieser Rüßler nämlich auch in größeren Bezirken der Anbaugebiete in Böhmen und Mähren erstmalig als Rübenschädling erkannt. In diesem Zusammenhang sprachen Eisbein und Dyckerhoff 1926 die Befürchtung aus, daß der Schädling auch auf deutsche Rübenanbaugebiete übergreifen könne.

Wie vermutlich im Jahre 1925 verliefen die Gradationen des Rübenderbrüßlers in den

Befallsgebieten Böhmens und Mitteldeutschlands in den dreißiger Jahren parallel. Im ersteren Gebiet kam es 1933 zu großen Schädigungen in Zucker- und Futterrübenbeständen, im letzteren zu weiterer – wenig beachteter Vermehrung – die unter dem günstigen Einfluß des trockenen Sommers 1934 auf die Larvenentwicklung besonders gefördert wurde, um im Jahre 1935 erste größere Schäden zu verursachen.

Es darf angenommen werden, daß die Vermehrung des Schädlings schon früher wesentlich größer gewesen wäre, wenn die damaligen Fasanerien nicht existiert hätten. Neben einer beachtlichen Zahl von Rebhühnern hatte z. B. die Gemeindeflur von Milzau, Kreis Merseburg, einen Besatz von rund 1000 Fasanen. Auch an zahlreichen anderen Orten des Hauptschadgebietes des Rübenderbrüßlers wurden Fasanerien unterhalten.

Alle bisherigen Erfahrungen haben mit wenigen Ausnahmen bestätigt, daß die Vögel nur vorbeugend zu wirken vermögen, d. h. sie müssen möglichst schon bei Beginn einer Insektengradation vorhanden sein.

1945 wurden die Fasanerien aufgegeben und die Fasanen im gesamten Hauptschadgebiet Mitteldeutschlands bis auf wenige Exemplare reduziert. In der genannten Gemeinde des Befallsschwerpunktes im Kreise Merseburg, in Milzau, waren nach 1945 nur selten Fasanen anzutreffen. Da zudem auch die Rebhühner durch weitgehende Abschüsse auf ein Minimum reduziert wurden, waren somit die bedeutsamsten natürlichen Feinde des Rübenderbrüßlers ausgeschaltet.

Die diesbezüglichen Verhältnisse lagen im gesamten Verbreitungsgebiet in Mitteldeutschland ähnlich, so daß *Bothynoderes punctiventris* sich nach 1945 unter verringertem Umweltwiderstand vermehren konnte und bis zum Frühjahr 1947 eine entsprechende Dichte als Ausgangspopulation erreichte, die unter den günstigen Bedingungen in den Sommermonaten desselben Jahres voll zur Entfaltung kam. Dabei führte eine nahezu verlustlose Larvenentwicklung zu einer außergewöhnlich starken Vermehrung, wie man sie nicht vermutete, weil auch stärkerer Larvenfraß bei sonst günstigen Wachstumsbedingungen für die Pflanzen infolge der besonderen Fraßgewohnheiten dieser Tiere in der Regel nicht deutlich in Erscheinung tritt.

Das folgende Frühjahr begünstigte durch Trockenheit und Wärme das Auftreten der überwinterten Käfer, so daß die 1948 eingetretenen Schäden bedeutend verschärft wurden. Überdies wirkte sich der Fraß der Käfer insofern besonders aus, als der herrschende Wassermangel die Jugendentwicklung der Rüben wesentlich hemmte.

Die Kalamität des Jahres 1948 veranlaßte einige Wissenschaftler, *Bothynoderes punctiventris* Germ. zum Gegenstand von Untersuchungen zu machen. Es wurden u. a. Arbeiten von Wd. Eichler, H. Tielecke und H. Schrödter geliefert.

Der vorliegende Beitrag geht von Untersuchungsergebnissen aus, die ich im Rahmen einer Dissertation in den Jahren 1951/52 und 1953 gewonnen habe. Er verwertet ferner die Ergebnisse von Untersuchungen, die wir in den folgenden Jahren im mitteldeutschen Verbreitungsgebiet und 1956/57 im Kreise Warburg/Westf. zur Ökologie und Faunistik durchführten.

Ich danke Herrn Professor v. Lengerken für die Förderung der Arbeit. Meiner Frau gebührt Dank für die Hilfe bei der Durchführung der biologischen Versuche. Die Fotoarbeiten führten Herr G. Beyer und Herr Puppe durch. Ich danke diesen Herren bestens. Für die Mikroaufnahmen gilt mein Dank Herrn Professor Dr. Hüsing. Die Zeichnungen fertigte Frl. I. Hein an, dafür sei ihr vielmals gedankt. Für liebenswürdige Unterstützung danke ich ferner Fr. Petrick und Herrn Dusan Camprag aus Jugoslawien.

Das überraschend starke Auftreten des Rübenderbrüßlers im Jahre 1948 zeigte besonders anschaulich und eindringlich, daß eine systematische Massenwechselforschung anzustreben ist. An dem hier zu behandelnden stenotopen Insekt läßt sich ferner darlegen, daß die gradologische Forschung nicht allein die großklimatischen Verhältnisse in Betracht ziehen kann, sondern daß auch die lokalklimatischen Bedingungen zu berücksichtigen sind. Das ist bei Schädlingen von besonderer Bedeutung, bei denen die durch Niederschläge gespeiste Bodenfeuchtigkeit einen für die Populationsdynamik entscheidend mitbestimmenden Faktor darstellt, und zwar nicht nur in dieser Hinsicht, sondern gleichermaßen im Hinblick auf die Arterhaltung schlechthin. Wir dürfen in diesem Zusammenhang nicht nur die absoluten Niederschläge als solche betrachten. Es kommt vielmehr darauf an, ihre zeitliche Verteilung und die effektive Niederschlagsmenge weitgehend zu berücksichtigen, weil die letztere in Verbindung mit der Niederschlagsverteilung den eigentlichen Wirkungsfaktor bildet.

Eine systematische Untersuchung des Massenwechselverhaltens der Insekten mit „statischen" Methoden läßt vergleichende Betrachtungen wesentlich besser zu und führt damit tiefer in den Beziehungskomplex hinein.

Die bisherigen Ergebnisse der Beobachtungen und Untersuchungen über den Rübenderbrüßler lassen weiterhin die engen Beziehungen zwischen Wirtspflanze-Schädling und Schad-

wirkung deutlich erkennen. Nicht minder eindeutig tritt das Beziehungsverhältnis–Pflanze–Schadinsekt und Massenwechsel in Erscheinung.

II. Verbreitung

Über die Verbreitung des R. — wie wir den Rübenderbrüßler im folgenden nennen — in Deutschland besteht zur Zeit noch keine einheitliche Vorstellung. Es wird daher versucht, die geographische Verbreitung des genannten Rübenschädlings im deutschen Gebiet darzulegen. Die Darlegung basiert auf einer dankenswerten Mitarbeit der ehemaligen Pflanzenschutzämter in Dresden, Erfurt, Potsdam und Rostock.

Diese Ausbreitungsgrenzen in Sachsen-Anhalt wurden in umfangreichen eigenen Freilandbeobachtungen ermittelt und dabei die Karten Härdtls zugrunde gelegt.

Im *Catalogus Coleopterorum Europae* (v. Heyden, L. Reitter, E. Weise, S.) werden für den R. nachstehende Verbreitungsgebiete angegeben:

1. *Bothy. punct.* Germ. *Europa media* = Mitteleuropa,
2. *Bothy. uniformis* Chevr. *Europa meridionalis* = Südeuropa,
3. *Bothy. sareptensis* Chevr. *Rossia meridionalis* = Südrußland,
4. *Bothy. tenebrosus* Gyllh. *Rossia meridionalis* = Südrußland,
5. *Bothy. stigma* Reitter, *Hungaria* = Ungarn,
   und *Rossia meridionalis* = Südrußland.

Horion (1951) führt als Verbreitungsgebiet in Deutschland den Raum der mittleren Elbe, Thüringen und den Harz an. Ferner nennt er aus Österreich das Gebiet am Neusiedlersee, Niederösterreich und das Burgenland. Weiterhin werden die Tschechoslowakei, das südöstliche Mitteleuropa, Turkestan, der Kaukasus und Südrußland angegeben.

Von Eckstein (1936) wird ein Vorkommen vom R. in Barnaul (Westsibirien) genannt. Der erwähnte Autor dürfte sich irren, denn es handelt sich bei dem von Bei-Bienko genannten Schädling, der im Gebiete von Barnaul im Jahre 1929 bedeutende Schäden verursachte, um den dem R. sehr ähnlichen *Bothy. foveicollis* Gebl., der in der Sowjetunion als „Östlicher Rübenrüßler" bezeichnet wird. Nach Pospilov (1954) tritt der R. allerdings vereinzelt in Südsibirien, wie z. B. in Daurien, und am Transbaikal-Gebirge auf. Man darf annehmen, daß das genannte Gebiet das östlichste Vorkommen des R. darstellt. Wir halten es für notwendig, daß nachgeprüft wird, ob *foveicollis* mit *punctiventris* identisch ist.

Das heutige Verbreitungsgebiet umfaßt in der Sowjetunion die Rübenanbaugebiete von Pridneprowje der Ukrainischen SSR, und zwar insbesondere die Waldsteppenzone beiderseits des Dnepr. Es reicht im Südosten bis an die Grenze zwischen Waldsteppe und Steppe und im Nordosten bis zur Waldsteppe mit der Grenze von Polesje. Westlich reicht die Grenze bis zu den südöstlichen Bezirken von Chitomir und den nordöstlichen Bezirken des Gebietes von Winniza und die westlichen Anbaubezirke von Odessa. In Jahren mit günstigen Vermehrungsbedingungen (wie 1946 und 1947) ist der Rübenbau in den südlichen Kreisen von *Chitomir* und in den nordöstlichen Kreisen von *Kamenez-Podolsk* ebenfalls gefährdet.

Im sowjetischen Befallsgebiet wurden in früheren Jahren bedeutsame Schäden verursacht.

Der R. kommt weiterhin in der Türkei vor, wo er aber erst später, und zwar seit 1926, stärker schädigend auftritt. In den meisten Befallsgebieten sind fast in jedem Jahr chemische Bekämpfungsmaßnahmen notwendig.

Im Verbreitungsgebiet des benachbarten Bulgarien kam es auch in jüngster Zeit (1955) zu beträchtlichen Schäden.

Auf dem Balkan ist der R. ferner in Rumänien und vor allem in Jugoslawien verbreitet. Dieses Land hatte in den Jahren 1925 bis 1931 ein starkes Auftreten des R. zu verzeichnen, und zwar erreichte die Kalamität ihren Höhepunkt in den Jahren 1928 bis 1931, so daß der Rübenanbau in Frage gestellt wurde. Im Jahre 1931 ging der Befall zurück. Er war jedoch noch so hoch, daß etwa 30 % der Rübenflächen vernichtet wurden. Das Hauptschadgebiet lag in der Provinz Kivodina und in Slavonien.

In den gleichen Gebieten zeigte sich 1949 erneut ein stärkeres Auftreten des Schädlings,

das etwa 25 % der Rübenflächen vernichtete. 1951 kam es in kleineren Gebieten des südlichen Banats und in der mittleren Batschka zu Massenvermehrungen.

Jugoslawien meldet aus dem Jahre 1955 eine durch den R. vernichtete Rübenfläche von 13 000 ha, das sind 19 % der gesamten jugoslawischen Rübenanbaufläche.

Zur Verbreitung des R. in Deutschland und insbesondere im mitteldeutschen Raume läßt sich folgendes sagen:

Bereits Reitter (1916) erwähnte den R. als in Thüringen vorkommend. Gemeint war im wesentlichen die Exklave, die erst nach 1945 Sachsen-Anhalt angegliedert wurde. Nur einzelne Gemeinden Thüringens wie Oldisleben, Borxleben und Ringleben wiesen geringes Auftreten des R. auf. Die angeführten Gemeinden kamen 1952 zu Sachsen-Anhalt, so daß jetzt keine Befallsgemeinden des R. mehr im Lande Thüringen liegen.

Rapp (1933) führt das gleiche Gebiet an und dazu als weitere Befallsgebiete Eisleben mit den Gemeinden Erdeborn, Wormsleben und Rollsdorf. Ferner wurden am Rande der Dölauer Heide bei Halle bereits im vorigen Jahrhundert Funde gemacht.

Mit dem bisher Dargelegten wird Sachsen-Anhalt als das Land mit dem hauptsächlichsten Vorkommen des R. herausgestellt. Dieses Gebiet soll deswegen besonders betrachtet werden. Zuvor erscheint es angebracht, über die dankenswerterweise von den angeführten Pflanzenschutzämtern gegebenen Mitteilungen zusammenfassend zu berichten.

Im Lande Sachsen zeigen die an Sachsen-Anhalt angrenzenden Gemeinden der Kreise Leipzig und Borna geringfügiges Auftreten des R. Des weiteren findet sich im Kreise Pirna ein sporadisches Vorkommen und im Kreise Meißen ein mehrere Gemeinden umfassendes Befallsgebiet. Aus dem Lande Brandenburg werden „Einzelkäferfunde" aus den Gemeinden Göhlsdorf bei Werder an der Havel gemeldet. Es liegt im Bereiche des Möglichen, daß bei Spandau R. auftreten, da hier beachtliche Funde der sonst mit ihm in Biocönose vorkommenden Rüßler, wie z. B. *Cleonus piger* Scop., *Coniocleonus glaucus* Fabr. und *Chromoderus fasciatus* Müll. gefunden worden sind.

Das Verbreitungsgebiet (Land Sachsen-Anhalt) in den Bezirken Halle und Magdeburg wird in Abb. 1 dargestellt. Bei den Funden, die außerhalb des für den R. angegebenen Verbreitungsgebietes vereinzelt gemacht wurden, handelt es sich um *Cleonus piger* Scop. Wir unterscheiden zwischen Verbreitungsgebiet (= Massenwechselgebiet) und einem Hauptschadgebiet. Der Ermittlung des Verbreitungs- bzw. Hauptschadgebietes liegen Mitteilungen von Härdtl sowie umfangreiche eigene Feldbeobachungen zugrunde.

Unsere Untersuchungen im Kreise Warburg in den Jahren 1956 und 1957 ergaben, daß im Regenschatten des Egge-Gebirges ein lokales Befallsgebiet liegt, das die Gemeinden Daseburg, Dösel, Eißen, Großeneder, Hohenwepel, Lütgeneder, Menne, Ossendorf, Warburg (nördlich) und Welda umfaßt. Man kann sich trotzdem Eichler (1951) nicht anschließen, wenn er berichtet, daß der R. in Deutschland allgemein verbreitet sei. In Süddeutschland wie in den Küstengebieten der Nord- und Ostsee wurde dieser Schädling bislang noch nicht beobachtet.

Während Härdtl (24) bei seinen Verbreitungskarten von den Befallswerten der Kreise ausgeht und demzufolge jeweils das ganze Kreisgebiet mit dem der Befallsstufe entsprechenden Zeichnungsmuster versieht, wird von mir versucht, die wirklichen geographischen Verbreitungsgrenzen darzustellen. Es darf hierbei allerdings nicht außer acht bleiben, daß innerhalb des beschriebenen Verbreitungsraumes sich Gebiete befinden, die kein R.-Vor-

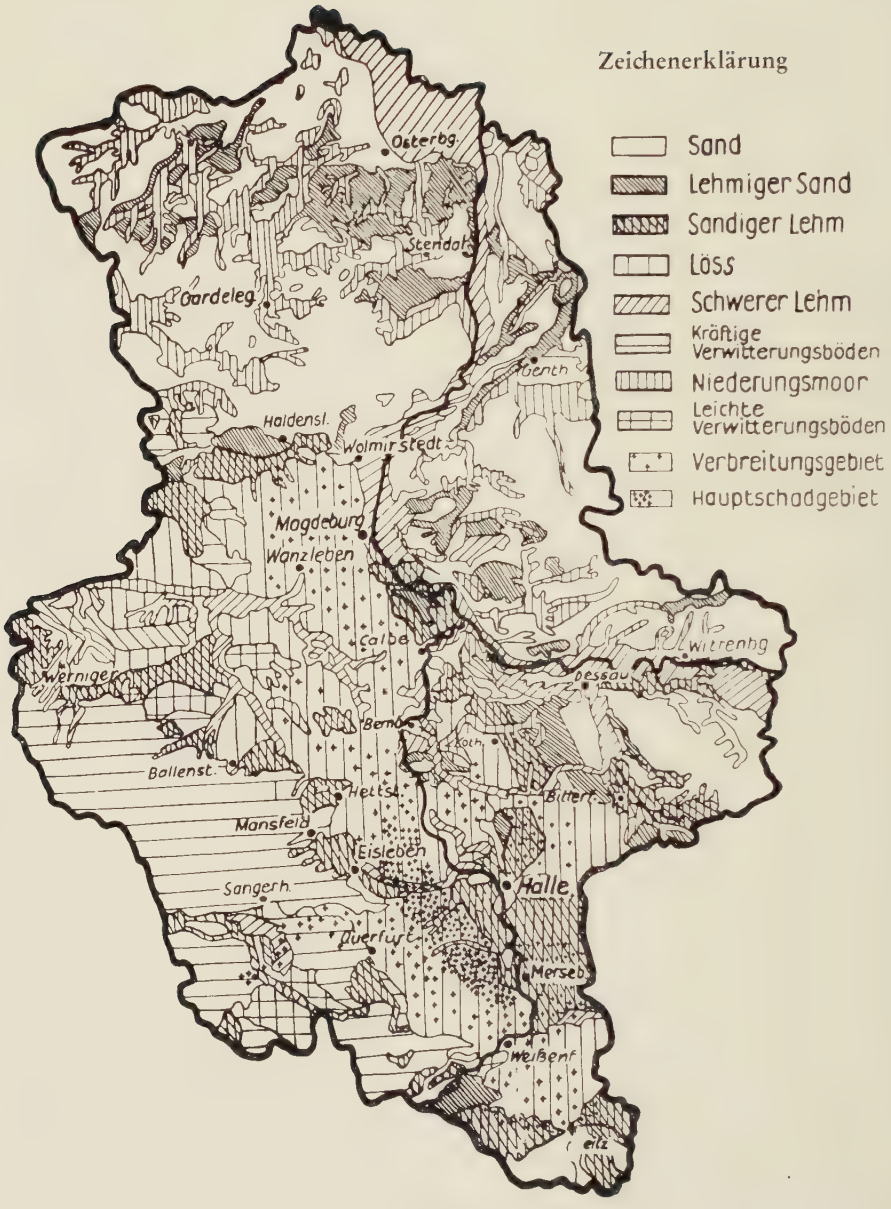


Abb. 1. Die Verbreitung des Rübenderbrüßlers in den Bezirken Halle und Magdeburg (ehemaliges Land Sachsen-Anhalt)

kommen aufweisen und die weitgehend mit den Tälern von Saale, Elster usw. zusammenfallen. Der Rübenbau in diesen Gebieten ist nur in Jahren mit ausbrechenden Kalamitäten großen Ausmaßes durch R.-Invasionen gefährdet, wie wir es im Jahre 1948 beobachten konnten.

Wie man aus der Karte weiterhin ersehen kann, ist der R. nur über bestimmte Bodentypen verbreitet. Hierdurch wird die Annahme nahegelegt,

daß es nicht allein Witterungsfaktoren sind, die die geographische Verbreitung bestimmen, sondern daß auch die Bodenverhältnisse mit in Betracht gezogen werden müssen.

III. Geschichtliches

Entgegen der bestehenden Lehrmeinung, der R. sei aus dem aralokaspischen und zentralasiatischen Steppen- und Salzsteppengebiet über die Mährische Pforte bzw. über das Elbetal in unser deutsches Befallsgebiet vorgedrungen, liegt die Annahme nahe, daß der R. ein Relikt der Salzgebiete bei Eisleben und Artern darstellt. Diese Gebiete weisen noch heute z. T. halophile Pflanzen auf, die seine ursprünglichen Wirtspflanzen gewesen zu sein scheinen. Innerhalb des Eislebener Gebietes, und zwar in der Gemeinde Erdeborn fand Germar den R. zum ersten Male (1829) und beschrieb ihn als erster.

Es ist anzunehmen, daß der R. nach der Einführung des Rübenbaues auf die Kulturrübe überging.

A. Horion (1949) schreibt wie folgt: „In Deutschland ist dieser Schädling bisher nicht einheimisch, nur merkwürdigerweise an den Thüringer Salzstellen, bei Eisleben, Halle und Artern ist der Käfer im vorigen Jahrhundert regelmäßig und in Anzahl gefunden worden."

Als spätere Arbeiten erwähne ich einen Beitrag von E. M. Vasilev (1907), in dem über einen Rückgang des R.-Auftretens in der Sowjetunion berichtet wird. Vasilev veröffentlichte 1912 eine Arbeit über *Psalidium maxilosum* F., den er als „Schwarzen Zuckerrübenrüßler" bezeichnet. Der genannte Käfer wird als Schädling des Rübensamenbaues im Gebiet von Podolsk herausgestellt. 1913 erschien eine Veröffentlichung von Pospilov, die in erster Linie Bekämpfungsverfahren bespricht.

Jablonowski (1909) behandelt in einer Arbeit vor allem die Biologie, die Morphologie der Gonaden und Fragen der Bekämpfung.

1925 war der R. von Südosten her nach Mähren und Böhmen vorgedrungen. Diese Meinung veranlaßte Eisbein, schon 1926 auf die R.-Gefahr für den mitteldeutschen Rübenanbau hinzuweisen.

Im Jahre 1933 traten erste größere Schäden durch den R. in Südböhmen ein, die 1934 noch größere Ausmaße annahmen. Ein Jahr später zeigten sich auch im mitteldeutschen Befallsgebiet Schäden, und zwar im Hauptschadgebiet des Kreises Merseburg, über die K. R. Müller (1935) berichtete.

Im wesentlichen seit 1945 setzte eine kontinuierliche Gradation im mitteldeutschen Rübenbaugebiet ein, die vor allem durch das fast völlige Fehlen des Hühnerwildes, günstige Überwinterungsbedingungen und Witterungsverhältnisse gefördert wurde. Durch die außergewöhnliche Witterungskonstellation des Sommers 1947 und des Frühjahrs 1948 konnte sich die Gradation mit entsprechender Anfangspopulation zu einer Kalamität größten Stiles entwickeln.

IV. Biocönose

Es wurde bereits erwähnt, daß *Cl. piger* Scop., *Chromoderus fasciatus* Müll., *Coniocleonus glaucus* Fabr., mit dem R. in Biocönose anzutreffen sind.

Bevor ich auf die Biocönose-Verhältnisse des mitteldeutschen Befallsgebietes des R. eingehe, soll einiges zu dieser Frage aus anderen Ländern gesagt werden. In der Sowjetunion finden sich mit dem R. vor allem folgende Käfer vergesellschaftet: *Tanymecus palliatus* Fabr., *Psalidium maxilosum* F., *Cleonus foveicollis* Müll., *Liophleus tessulatus* Müll., *Lixus*

subtilis Storm, *Brachyrrhinus ligustici* L., *Hister fimetarius* Herbst. *Cl. foveicollis* Müll. kommt in Sibirien vor und wird daher gemeinhin als der „Östliche Rübenrüssel-Käfer" bezeichnet. Diese *Cleoninen*art gleicht in Gestalt, Färbung und Größe dem R. weitgehend. *Cl. piger* Scop. wird in der sowjetischen Literatur im Zusammenhang mit dem R. nicht genannt. Eckstein (8) berichtet aus der Türkei, daß sich *Chromoderus fasciatus* Müll. nur vereinzelt findet, und zwar zu etwa 1 : 3000, *Cl. piger* Scop. und *Cleonus tigrinus* Panz. werden als noch seltener angegeben. Das gleiche gilt für *Otiorrhynchus*-Arten.

Grof (23) nennt zur Biocönose vom R. *Psalidium maxilosum* Fabr., *Chr. fasciatus* Müll., *Cl. piger* Scop., *Tan. palliatus* Fabr., *Cleonus cinereus* Schrnk., *Cl. tigrinus* Panz., *Cleonus pedestris* Poda und bemerkt dazu, daß die genannten Arten nur stellenweise mit dem R. auftreten.

M. Karman (50) hat in der Türkei die Feststellung getroffen, daß folgende Käfer mit dem R. in Gemeinschaft leben. *Chr. fasciatus* Müll., *Coniocleonus nigrisuturatus* Goez., *Leucosomus pedestris* Poda, *Conorrhynchus nigrivittis* Pall., *Variatis Sazuvaz.* M. Iriboz., *Lixus subtilis* Stu., *Psalidium sculpturatum* Reh, *Otiorrhynchus peregrinus* Stel.

Von den wichtigsten *Cleoninen*, die als „Begleitkäfer" des R. im Hauptschadgebiet in Sachsen-Anhalt von mir gesammelt wurden, seien folgende angeführt:

Bothy. punctiv. Germ.	6318 Individuen
Cl. piger Scop.	180 Individuen
Tan. palliatus Fabr.	50 Individuen
Cl. cinereus Schrnk.	32 Individuen
Cl. tigrinus Panz.	7 Individuen
Chr. fasciatus Müll.	7 Individuen

Die angeführten Käferarten erscheinen im allgemeinen annähernd zur gleichen Zeit wie der R. Das trifft vor allem für die etwas größeren Distel- oder Heiderüßler (*Cl. piger* Scop.) zu. *Cl. cinereus* erschien in den Jahren 1951 und 1952 2 bis 3 Wochen später als der Distelrüßler. Er war bei weitem nicht so häufig und allgemein anzutreffen als *Cl. piger*. Dieser Rüßler variiert in der Größe und Beschuppung stark. Die größten Individuen hatten eine Länge von 14 mm und die kleinsten von 7 mm. Die meisten der gefundenen Tiere waren 11 bis 12,5 mm lang.

Cl. tigrinus und *Chr. fasciatus* kommen nur an lokalisierten Stellen mit dem R. vor, wie bereits von Grof festgestellt werden konnte. Als weitere den R. begleitende Formen nenne ich noch *Cl. nigrisuturatus* Goeze, *Opatrum sabulosum* L., *Brachyrrhinus ligustici* L., *Liophleus tessulatus* Müll., *Sitona lineata* L., alle *Necrophorus*-Arten, *Meloiden*, *Dorcadion aethiops* Scop., *Phyllobius urticae* Deg. und *Otiorrhynchus fullo* Schrk.

Aus der Familie der *Histeridae* habe ich im Hauptschadgebiet nur *Hister fimetarius* Hrbst. finden können. Eichler (14) hat in Bothfeld, Krs. Merseburg, daneben noch 2 *Hister*-Arten angetroffen, und zwar *H. bipustulatus* Schrk. und *H. 4-notatus Scriba.*

Die *Hister*-Arten erscheinen zur gleichen Zeit wie der R. Die laufenden Kontrollen der im Hauptschadgebiet angelegten Fangeinrichtungen (Fanggräben, Fangschlitze) gewährten einen guten Einblick einerseits in die Verbreitung und andererseits in die Populationsverhältnisse. Es zeigte sich z. B., daß *Hister fimetarius* Hrbst. proportional zur Populationsdichte seines Beutetieres auftrat. Es stellte sich des weiteren heraus, daß die angeführten Arten der *Cleoninen* an den Orten am häufigsten zu finden waren — z. T. überhaupt nur dort vorkamen — an denen für den R. die günstigsten ökologischen Verhältnisse bestanden.

Besonders bemerkenswert zur Biocönose vom R. scheint mir die Tatsache zu sein, daß trotz weitgehend verschiedenartiger biotopischer Gegebenheiten

zwischen den einzelnen Befallsländern eine beachtliche biocönotische Übereinstimmung besteht. Sie mag im wesentlichen darauf beruhen, daß einige wenige Faktoren vielen Gebieten der in Frage kommenden Länder gemeinsam sind. Oft ist es nach unseren bisherigen Erkenntnissen nur 1 Faktor, der die Existenz einer Art bestimmt.

V. Wirtspflanzen

Der R. nimmt neben den *Beta*-Arten *(Beta vulgaris saccharifera* L., *B. vul. crassa, B. vul. cicla* L.) noch weitere Pflanzen aus der Familie der *Chenopodiaceen* und anderer Familien als Nahrung an. Sorauer (1925) nennt als Fraßpflanzen außer Rüben noch Knöterich, Disteln, Gänsefuß und Tabak. K. R. Müller (1948) gibt Spinat, Mangold, Salat, Sonnenblumen, Obstbaumblätter, Tabak und Disteln an. Die nach verschiedenen ausländischen Autoren und nach Tielecke (66) für den Fraß in Frage kommenden Pflanzen sind aus folgender Übersicht zu ersehen:

Übersicht 1

Die zum Fraß angenommenen Pflanzen nach Literaturangaben und eigenen Labor- und Freilandbeobachtungen

(+ zum Fraß angenommen, — mit negativem Erfolg geprüft)

Name der Pflanze	Literaturangaben				Nach Tielecke		Nach Auersch	
	Jablonowski	Zurowski	Pyatnitzki	Eichler	Freiland	Labor	Freiland	Labor
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Atriplex tataricum L.		+				+		+
Atriplex hortense L.					+	+		+
Atriplex patulum L.						+		+
Atriplex hastatum F.						—		+
Atriplex nitens Schk.						+		+
Chenopodium album L.	+	+				+	+	+
Salsola kali L.		+				—		+
Amaranthus retroflexus L.		+						+
Polygonum aviculare L.	+	+			+	+		—
Stellaria media Vill.				+		—		+
Cirsium arvense Scop.	—				—	—	—	—
Nicotiana tabacum L.	+						—	—
Agropyrum repens Jus.								—

Die in Übersicht 1 genannten Pflanzen wurden von mir in „Wahlversuchen" geprüft und die Ergebnisse in Spalte 9 eingetragen. Lediglich an *Chenopodium album* L. konnte ich den R. im Freiland beim Fraß antreffen, und zwar auf einem Felde, dessen Bestand stellenweise fast völlig vernichtet worden war, so daß in der näheren Umgebung keine Rüben standen. In diesem Falle kann allerdings nicht von einer Bevorzugung von *Ch. album* gegenüber der Rübe gesprochen werden, wie Jablonowski (34) angibt.

Nach Ansicht mancher Bauern werden Futterrüben vorzugsweise vom R. befallen. Unterschiedlicher Befall zwischen Futter- und Zuckerrüben kam in

den von mir nachgeprüften Schadfällen jedoch nur durch verschiedene Feldlagen zustande. Futter- und Zuckerrüben sowie Rote Rüben werden bevorzugt und gleichermaßen befallen. Auf Grund von Freilandbeobachtungen und Laborversuchen glaube ich für die vom R. zum Fraß angenommenen Pflanzen nachstehende Reihenfolge angeben zu können:

Fraßpflanzen des R. mit fallendem Futterwert:

1. Zuckerrüben, Futterrüben, Rote Rüben,
2. *Beta maritima* L.,
3. *Atriplex*-Arten mit besonderer Bevorzugung von *Atr. nitens* Schk.
4. *Chenopodiaceen* einschließlich *Beta trygina* Waldstr. et Kit. (einer in Ungarn verbreiteten *Beta*-Art). Unter den *Chenopodiaceen* wurde *Chenbonus henricus* L. besonders bevorzugt und *Chen. ambrosioides* L. am wenigsten angenommen. Bemerkenswert ist, daß die stark nach Trimethylamin stinkende Art *Chen. vulvaria* L. angenommen wurde.
5. *Amaranthaceen*,
6. *Suaeda maritima* L.,
7. *Portulacaceen*,
8. *Salsola kali* L., *Achyranthes aspera* L., *Stellaria media* L.

Wenn Jablonowski (1909) bemerkt, daß *Chen. album* L. gegenüber der Rübe als Fraßpflanze bevorzugt wird, dann liegt wahrscheinlich eine Verwechselung eines mit dem R. vergesellschafteten Käfers (Rüßlers) vor. Und ebenso wie Sorauer (1925) den Fraß von *Cl. piger* Scop. an Disteln (*Cirsium arvense* Scop.) für solchen des R. hält, verwechselt K. R. Müller den Fraß von dem ebenfalls mit dem R. in Biocönose stehenden *Tan. palliatus* L. an Spinat, Tabak, Mangold, Salat und Obstbaumblättern.

Lambert (1938) beobachtete *Tan. palliatus* E. beim Fraß an Blättern eines Obstbaumes. Als Rebschädling führt Steiner 1938 den in Rede stehenden Rüßler aus der Türkei und aus Frankreich an. Aus der Sowjetunion Nikolsky (1938) ist er als Schädling an auflaufenden Sämlingen in Baumschulen bekannt.

Tielecke (66) berichtet, daß *Atriplex nitens* Schk. und *Amaranthus retroflexus* L. von Jungkäfern, die er aus ihren Erdzellen befreit hatte, nicht zum Fraß angenommen wurden. Es ist anzunehmen, daß es sich hier um Jungkäfer gehandelt hatte, die an sich noch keine Freßlust zeigten, wie ich auch in meinen Versuchen mit derartigen Tieren feststellen konnte. Jungkäfer nahmen 2–6 Tage nach dem völligen Ausfärben ihre erste Nahrung auf, während überlagerte, d. h. im September 1952 aus den Erdzellen entnommene Käfer sofort zum Fraß übergingen.

Der genannte Autor führt außerdem in seiner Übersicht die in Rede stehenden Pflanzen als für den Fraß in Frage kommend mit an. Wenn er *Atriplex hortense* L. den Rüben als Fraßpflanze gleichsetzt, so kann ich dies nicht bestätigen.

VI. Fraß des Käfers

1. Fraßbild

Der R. reitet beim Fressen auf dem Rande des Blattes und verursacht „Buchtenfraß", wie z. B. vom Erbsenblattrandkäfer (*Sitona lineata* L.) allgemein bekannt ist. Dieselbe Fraßgewohnheit zeigen der Heiderüßler (*Cleonus piger* Scop.), *Cl. tigrinus* Panz (Abb. 2) *Tanymecus palliatus* Fabr. u. a. Rüßler mehr, die an Blättern fressen. Den letzteren — wie Hochapfel (1949) vorschlägt — wegen des Blattrandfraßes „Rübenblattrandkäfer" zu nennen, erscheint nicht ratsam, da die Bezeichnung „Blattrandkäfer" dann noch anderen *Curculioniden* zukäme und zu Verwechselungen mit dem Erbsenblatt-

randkäfer führen könnte. Zudem ist die Benennung nach einer Futterpflanze bei ausgesprochener *Polyphagie*, wie wir sie bei dem in Rede stehenden Käfer finden, schwierig.

Da überdies im sowjetischen Schrifttum bereits eine Bezeichnung nach einer Klettenart genannt wird, an der man *T. palliatus* Fabr. zuerst gefunden hatte, halte ich es für angebracht, daß diese Benennung in veränderter Form bestehenbleibt, und zwar wie von EHRENHARDT (1953) vorgeschlagen wurde, „Grauer Klettenrüßler" in „Klettenrüßler".

In Terrarien gehaltene Imagines vom R. fraßen in unseren Versuchen auch die Körper von Rübenpflanzen an.

Abb. 2. Fraß von *Cleonus tigrinus* Panz. an Erbsenblatt in der Flur von Milzau, Krs. Merseburg

Daß die zarteren Herzblätter (GROF 1932) zum Fressen bevorzugt werden, konnte ich nicht bestätigen. Nach EICHLER (12) frißt der R. junge Rübenpflanzen mit Vorliebe. Unsere Beobachtungen haben dagegen ergeben, daß junge und ältere Rübenblätter gleichermaßen angenommen werden.

2. Freßvorgang

Der Freßvorgang ist in seinen Grundzügen im wesentlichen bis auf einige offenstehende Einzelfragen bekannt und soll wie folgt geschildert werden: Der Käfer streckt zunächst den Rüssel einen kurzen Moment nach vorn und setzt dann zum Fraß an. Dabei biegt er den Rüssel aufwärts und nagt einen 0,5 bis 0,75 mm breiten Streifen ab. Der Fraß beginnt in der Regel von der Blattseite und nur gelegentlich auch von der Spitze her. Bei jeder Fraßphase werden 2 bis 13 Beißbewegungen ausgeführt. EICHLER (12) gibt für die einzelnen Phasen eine Dauer von 10 bis 15 Sekunden an. (Man kann beim Fraß deutlich kreischende Geräusche wahrnehmen). Die Bewegungen beim Fressen beschleunigen sich bei erhöhter Temperatur bis zum rasenden Tempo, so daß eine Etappe 3 bis 8 Sekunden dauert, während sich die Vorgänge bei Temperaturen, die gerade noch eine Fraßtätigkeit zulassen, träge und langsam abspielen. Gleichermaßen temperaturabhängig sind die Fraßzeiten, die nach unseren Beobachtungen 2 bis 40 Minuten dauern können. In der Regel betragen sie 15 bis 20 Minuten.

Lag die Temperatur unter +10 bis +11°C, dann unterblieb das Fressen ganz. Die rel. Feuchtigkeit ließ ich dabei außer acht, weil der R. als stark chitinisierter Käfer in der Nahrungsaufnahme von ihr wenig beeinflußt wird.

3. Fraßmenge

Von STEINER (62) wurden in den Jahren 1934 und 1935 in der Türkei Versuche zur Ermittlung des Nahrungsbedarfes vom R. durchgeführt. Die Versuche liefen 1934 144 und im Jahre 1935 128 Tage. In beiden Versuchsjahren lag die maximale Nahrungsmenge im Mai,

dem Monat der Hauptentwicklung. Sie betrug im Mai 1934 bis zu 182 mg je Käfer und Tag in der ersten Maihälfte und im Monatsdurchschnitt 134 mg. In der gesamten Futterperiode des Jahres 1934 betrug die Fraßmenge 12,36 g. Diese Menge entspricht dem 100fachen Käfergewicht. Für das Jahr 1935 ergab sich im Mai eine Durchschnittsfraßmenge von 94 mg und ein Jahresnahrungsverzehr von 9,3 g.

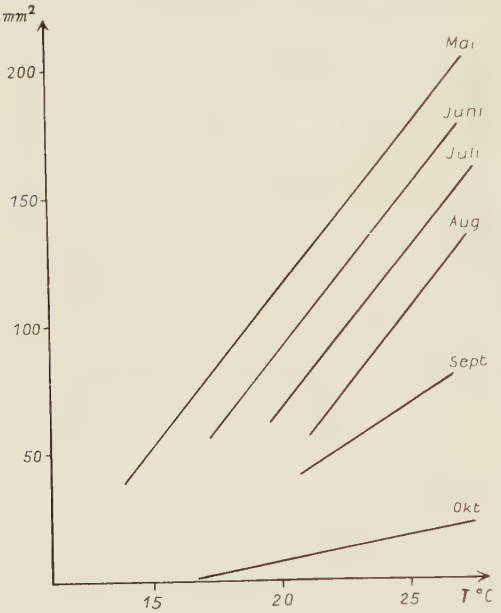


Abb. 3. Durchschnittliche Monatsfraßmenge mm² je Käfer 1952

Steiner gibt die Temperaturverhältnisse nicht an, so daß mit seinen Werten keine Vergleichsmöglichkeit gegeben ist. Er erzielte in den einzelnen Monaten nachstehende Ergebnisse.

Im Jahre 1934 beginnt die aufgenommene Nahrungsmenge bereits im April mit hohen Anfangswerten, um im Mai noch weiter zu steigen und den höchsten Wert zu erreichen.

In den folgenden Monaten ist ein ständiges rasches Sinken festzustellen.

Das Jahr 1935 zeigt im Vergleich zum Vorjahre einen ganz anderen Verlauf der Monatsdurchschnittswerte der Fraßmengen. Im April ist ein wesentlich geringerer Verzehr, der im Mai steigt und dann auf fast konstanter Höhe bleibt, und zwar bis zum Schluß der Fraßperiode. Der unterschiedliche Verlauf in der Nahrungsaufnahme beruht auf entsprechend verschiedenen Temperaturverhältnissen. Meine Untersuchungen über den Futterbedarf haben eine starke Temperaturabhängigkeit ergeben, wie sie aus folgender Darstellung zu ersehen ist (Abb. 3).

Monat	r:
Mai	0,84 ± 0,052
Juni	0,60 ± 0,117
Juli	0,87 ± 0,043
August	0,86 ± 0,047
September	0,78 ± 0,073
Oktober	0,93 ± 0,041

Als Korrelationskoeffizienten ergaben sich dabei für die einzelnen Versuchsmonate nebenstehende Werte:

In den Versuchen über die Beziehung der Nahrungsaufnahme zur Temperatur wurden die Versuchstiere in Glasschalen von 12 cm Durchmesser und 8 cm Kantenhöhe gehalten.

Die auf den Böden der Schalen ausgelegten 4 Lagen Fließpapier wurden täglich angefeuchtet, so daß das in Form von frischen Zuckerrüben- oder Futterrübenblättern jeden Morgen gereichte Futter tagsüber frisch blieb. Es wurden zur Verfütterung ganzrandige 4—6 cm lange Blätter gewählt, die aus eigener Nachzucht den ganzen Sommer über zur Verfügung gestanden hatten.

Der erfolgte Fraß wurde jeweils am nächsten Tage frühmorgens durch Auszählen mit Millimeterpapier kontrolliert. Die erwähnte Zählmethode war praktisch, bequem und verhältnismäßig rasch durchzuführen und hatte gegenüber dem Planimetrieren eine Meßgenauigkeit von ± 1mm².

In den Versuchen von Steiner (62) (1934) wurde eine Fraßmenge von 12,36 g in 144 Tagen erzielt. Unsere Versuche liefen 148 Tage und hatten je Käfer eine durchschnittliche Futtermenge von 13 829 mm² = 5 g. Diese Menge erscheint nicht hoch, wenn man sie mit der in der Literatur für den

Rübenaaskäfer (*Blitophaga opaca* L.) angegebenen 200 cm² vergleicht. Sie ist allerdings nicht vergleichbar mit den von STEINER (62) angegebenen Werten, da die Temperaturverhältnisse nicht angeführt werden. Es ist anzunehmen, daß die Versuche des genannten Autors in der Türkei unter wesentlich höheren Temperaturen durchgeführt wurden.

Die Weibchen zeigen im allgemeinen höhere Fraßzahlen als die Männchen. Die zu den Versuchen über die Nahrungsaufnahme verwendeten Käfer wurden am 25. 4. 52 dem Freiland entnommen und hatten noch nicht gefressen.

Am ersten Tage erhielten die Tiere nur Wasser, das begierig aufgesogen wurde. Erst dann, wenn die Tiere getrunken hatten, begann die Darmtätigkeit. Die Tiere koteten innerhalb 24 Stunden meist einmal und zum Teil zweimal. Die Farbe des Kotes war zunächst hell und die Konsistenz breiig.

Anfänglich waren im allgemeinen täglich 1 bis 2 und selten 3 Freßakte zu beobachten. Von Anfang Juni an wurden genaue Beobachtungen über die Häufigkeit der Freßakte im Tagesablauf angestellt.

Übersicht 2

Tagesfraßmenge je Käfer im Monatsdurchschnitt und prozentuale Aufgliederung der Freßakte je Tag

Monat	[illegible] je K	1 ·	2 ·	3 ·	4 ·	5 ·	6 ·
Juni	47	16,66	38,88	22,22	13,88	8,36	—
Juli	42	14,28	40,33	28,57	11,17	4,20	1,45
August	26	12,62	59,22	18,44	7,76	1,96	—
Setpember	29	34,17	52,53	12,00	0,63	0,76	0,67
Oktober	35	44,44	55,56	—	—	—	—
Jahresdurchschnitt	34	22,68	50,00	18,51	6,48	2,11	0,22

Die Zahl der Nahrungsaufnahmen pro Tag schwankte von 1 bis 6. Sie war am größten in der Zeit des höheren Futterverbrauches in den Monaten Juni und Juli, in denen auch die größten Mahlzeiten eingenommen wurden. Die stärkste Futteraufnahme fiel mit der Hauptperiode der Eierzeugung zusammen. STEINER (62) wies ebenfalls hierauf hin. In seinen Versuchen lag allerdings die Hauptfraßzeit in der ersten Maihälfte, in der maximal 182 mg Tagesfraßmenge je Käfer erreicht wurde. STEINER (62) bezieht die ermittelte Fraßmenge auf 2—3 Tage alte Rüben, die gerade ihre Keimblätter entwickelt haben und stellt fest, daß der R. 8 bis 10 Kleinpflanzen als Tagesration vernichten kann oder 20 bis 25 eben aufgelaufene Pflänzchen.

STEINER (62) bezeichnet seine ermittelten Werte als Mindestzahlen und glaubt, daß die Käfer bei warmem Wetter im Freiland weit mehr fressen.

Fußend auf dem Ergebnis STEINERS hat EICHLER (15) versucht, die sogenannte „kritische Befallszahl" der Käferdichte im Freiland zu ermitteln und kommt dabei zu dem Schluß, daß 1 Käfer je m² bei eben auflaufenden Rüben den Bestand bereits gefährdet.

Nach ZUBOVSKIJ (68) frißt ein Käfer innerhalb von 24 Stunden eine Rübenblattmasse, die seinem Körpergewicht entspricht, das würde nach meinen Feststellungen eine Menge von 120 mg sein.

4. Die Freßgewohnheiten im Freiland

Die Tatsache, daß der R. die Keimblättchen der eben auflaufenden Pflanzen bis an die Erdoberfläche und Keimpflänzchen häufig bis auf den Stengelgrund abfrißt, hat zu der Meinung geführt, es erfolge ein unterirdischer Fraß. So erwähnt z. B. STEINER (62): „Bekanntermaßen fressen R. auch Rübenkeimlinge unter der Erdoberfläche." EICHLER (15) hält einen Fraß an noch nicht aufgelaufenen Rüben für unwahrscheinlich und hält ein aktives Eindringen des Käfers in den Boden für ausgeschlossen. TIELECKE (66) läßt die Möglichkeit eines unterirdischen Fraßes offen.

Nach meinen Freiland- und Laborbeobachtungen kann man von unterirdischem Fraß nur dann sprechen, wenn untergeschlüpfte Käfer in Erdritzen mit Pflanzenteilen in Berührung kommen. Bei völlig geebneter Bodenfläche dringt der Käfer nicht an unterirdische Teile der Rübenkeimlinge vor.

Der Fraß beginnt fast stets vom Rande des Feldes her, was darin begründet liegt, daß die außerordentlich schutzbedürftigen Käfer über Nacht Unterschlupf an den Feldrändern suchen; denn auf dem zu feinkrümeligem Saatbett hergerichteten Rübenacker finden sich wenig Unterschlupfmöglichkeiten. Am nächsten Tage, in der Regel gegen 9.00 Uhr, wenn die Luft sich etwas erwärmt hat, kommen die Tiere aus ihren Nachtquartieren hervor und suchen die Rübenfelder auf. Da die Käfer ein unnützes Wandern auf dem Felde vermeiden, setzt der Fraß vom Feldrande her ein und es entsteht der schon erwähnte Randfraß, der sich je nach Befallsdichte, Witterungs- und Entwicklungszustand der Rüben mehr oder weniger schnell zu einem Flächenfraß ausdehnen kann.

Im allgemeinen suchen die Weibchen die Futterplätze früher auf als die Männchen. Inwieweit die Käfer in warmen Nächten fressen, ist noch zu untersuchen.

5. Reifungsfraß

Die meisten Insekten mit postmetaboler Eientwicklung haben eine Reifungszeit durchzumachen, und zwar sowohl im männlichen als auch im weiblichen Geschlecht. Bei manchen Curculioniden bedürfen allerdings die ♂♂ in bestimmten Jahren im Frühjahr keines Fraßes mehr, um kopulationsfähig zu werden.

Den zur Aufnahme der erforderlichen Futtermenge bis zur Geschlechtsreife notwendigen Fraß bezeichnet man bekanntlich als Reifungsfraß. Je nach den herrschenden Temperatur- und Ernährungsverhältnissen wird die Reifungszeit verschieden lange dauern. Entsprechende Temperaturen und Nahrung müssen zugleich vorhanden sein, eines ohne das andere kann entwicklungsbiologisch nicht wirksam werden. Wohl ist eine gewisse Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Gegenwart einer ausreichenden Temperatur auf Kosten der aus dem larvalen Leben mitgegebenen Reservestoffe des Fettkörpers, der das Lumen des Abdomens in einer flockigen, weißen Masse ausfüllt, möglich. Übersteigt die Temperatur eine gewisse Grenze, dann wird die Unterhaltung der Lebensvorgänge die aus dem Fettkörper abgebauten Reserven verbrauchen. Liegt die Temperatur niedrig, dann werden die Käfer trotz ausreichender Nahrung kaum reifen.

PYATNITZKI und PAVLOVA geben als Temperaturschwelle für die Entwicklung der Gonaden und die Bildung der Geschlechtsprodukte + 15 bis + 17° C an. Nach meinen Beobachtungen liegt dieser Schwellenwert bei + 12 bis + 15° C. In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß die Legetätigkeit allgemein unterhalb von + 17° C aufhört.

Es kommt nicht nur darauf an, daß Temperatur und Nahrungsmenge zum Reifungsprozeß in ausreichendem Maße zur Verfügung stehen, sondern daß sie der reifende Käfer auch im geeigneten Moment bereitgestellt findet. Es werden mithin die Vorbedingungen für eine gute Fruchtbarkeit dann gegeben sein, wenn optimale Umweltverhältnisse bei der Bereitstellung des Zellmaterials in den Gonaden bereits eintreten.

Der Ablauf des Reifungsfraßes hat nicht nur biologisch-physiologische Bedeutung, sondern durch die Beeinflussung der Fertilität auch epidemiologischen Wert. Je günstiger nämlich die Reifungszeit verläuft, um so größer wird von vornherein das Vermehrungspotential zu erwarten sein, denn um so weniger werden sich nachfolgende ungünstige Witterungsbedingungen auswirken können.

Um die Beziehung zwischen Reifungsfraß und Legeleistung zu untersuchen, setzte ich Käfer zu verschiedenen Zeiten zur Zucht an, deren Ergebnisse nachstehend angeführt werden:

Nahrungsbedarf für den Reifungsfraß und dessen Einfluß auf die Legeleistung (1952)

Versuchsreihe	Futtermenge mm² ⌀	Durchschnittl. Zahl der zum Reifungsfraß benötigten Tage	Durchschnittl. Legeleistung
1. Käfer zu normaler Zeit angesetzt: (am 25. 4. 1952)	1251,5	13,0	107,5 Eier
2. Käfer nach 3wöchiger Hungerzeit angesetzt: (am 13. 5. 1952)	1494,2	24,5	73,0 Eier
3. Käfer nach 10wöchiger Hungerzeit angesetzt: (am 4. 6. 1952)	1538,0	23,0	12,0 Eier

Wenn die Käfer rechtzeitig Freßgelegenheit finden, dann beträgt die Reifungszeit bei ausreichenden Temperaturen 2 Wochen. Die Legeleistungen der Tiere sind unter diesen Verhältnissen hoch. Verzögert sich die Futteraufnahme, so wird die Reifungszeit auf 3,5 bis 4 Wochen verlängert, und die Eizahl sinkt.

Verlassen die R. bereits im März den Boden und machen bei +10 bis +14° C eine 10wöchige Hungerzeit durch, so beläuft sich die Reifungszeit auf 3 Wochen, und die Zahl der abgelegten Eier beträgt rund 10% einer normalen Ablage.

Nach den Literaturangaben und meinen Untersuchungen glaube ich zu der Annahme berechtigt zu sein, daß die durchschnittliche Eizahl im Hauptschadgebiet (siehe Karte Abb. 1) Mitteldeutschlands 110 bis 120 Stück beträgt. Im übrigen Verbreitungsgebiet Mitteldeutschlands scheint diese Zahl bei 80 bis 100 Eiern zu liegen.

Nach v. Lengerken (1927) hängt die Höchstzahl der Eier verschiedener Arten von den Lebensverhältnissen der zukünftigen jungen Larven ab. Im allgemeinen kann man sagen, daß die Zahl der Eier um so größer ist, je höher sich die Vernichtungsziffer der zu erwartenden Larven beläuft. Nach der Art der Eiunterbringung werden bei dem R. verhältnismäßig gesicherte Entwicklungsbedingungen für die Larven geschaffen.

VII. Geschlechtsunterscheidung und Kopulation

Soweit bekannt ist, kommt bei *Curculioniden* kein ausgesprochener Geschlechtsdimorphismus vor. Wohl aber kann man Geschlechtsunterscheidungen nach bestimmten Merkmalen vornehmen, wie etwa nach der unterschied-

lichen Rüssellänge oder nach Unterschieden in der Körpergröße u. a. m. Es sind z. B. bei *Calandra granaria* L. und *Anthonomus pomorum* L. die Weibchen bekanntlich mit einem längeren und etwas dünneren Rüssel ausgezeichnet. Das gleiche trifft zu für *Ceuthorrhynchus napi* Gyllh. und andere Rüsselkäfer. Beim R. bestehen, wie Tielecke (66) nachwies, zwischen den Geschlechtern keine nennenswerten Größenunterschiede. Er stellte bei Männchen eine durchschnittliche Größe von 13,5 mm und im weiblichen Geschlecht von 13,7 mm fest. Eichler (11) weist darauf hin, daß eine Geschlechtsunterscheidung nach äußerlichen Merkmalen nicht möglich sei. Ganz allgemein darf man sagen, daß jeder Körperteil sekundäre Geschlechtsmerkmale aufweisen kann. Wie bereits Jablonowski (34) hervorhob, unterscheiden sich die Geschlechter beim R. morphologisch in zweifacher Hinsicht, und zwar einmal in verschiedener Gestaltung des hinteren Randes des letzten Sternums und zum anderen in der Beschaffenheit des Pygidiums.

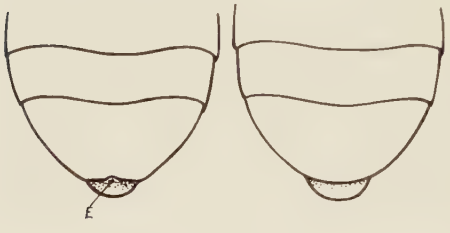


Abb. 4. a Hinterleibspitze (ventral) ♂ E = Eindellung, b Hinterleibspitze (ventral) ♀ ohne Eindellung

Das letzte *Sternum* trägt beim Männchen eine mehr oder minder seichte Einbuchtung (Abb. 4 a), die bei den Weibchen fehlt (Abb. 4 b). Es ist nicht immer leicht, das Vorhandensein sekundärer Geschlechtsmerkmale biologisch zu deuten. In der fraglichen Eindellung erblicke ich für den Penis eine Stütze in Form eines Widerlagers.

Nach meinen Beobachtungen ist die angeführte Einbuchtung bei allen Männchen vorhanden. In manchen Fällen allerdings nur schwach, so daß eine Unterscheidung der Geschlechter danach schwierig ist. Die Schwierigkeiten einer Geschlechtsunterscheidung nach diesen Merkmalen werden häufig noch dadurch erhöht, daß der Hinterrand des die Eindellung tragenden Sternums eine mehr oder minder starke Beborstung aufweist.

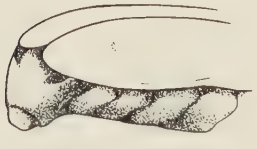


Abb. 5. ♀ Hinterteil mit vorstehendem Pygidium

Als brauchbares Unterscheidungsmerkmal kann daher das Pygidium betrachtet werden. Um hiernach eine Bestimmung der Geschlechter vornehmen zu können, werden die Flügeldecken angehoben, wie es Tielecke (66) empfiehlt. In der Hauptgeschlechtsperiode ragt die Hinterleibsspitze beider Geschlechter zumeist weit hervor, so daß man Weibchen und Männchen leicht voneinander unterscheiden kann, ohne daß die Elytren anzuheben sind (Abb. 5).

Im männlichen Geschlecht ist das Pygidium stärker chitinisiert und besteht aus zwei fast gleich großen Tergiten (Abb. 6a Weibchen, Abb. 6b Männchen).

Diese Zweiteilung des Pygidiums dürfte fortpflanzungsbiologisch von Bedeutung sein, denn ohne ein stark entwickeltes letztes Tergit mit viel Muskelansatz könnten die Pumpbewegungen beim Kopulationsakt nicht mit der erforderlichen Kraft ausgeführt und der Begattungsapparat nicht in entsprechender Weise betätigt werden.

Beim weiblichen Käfer sind die beiden Tergite des Pygidiums von ungleicher Größe, und zwar ist das letzte wesentlich kleiner und wird vom vorletzten vollkommen überdeckt. Dadurch übernimmt das vorletzte Tergit den

Schutz des letzten, das nunmehr unter Aufgabe stärkerer Chitinisierung elastischer wird und in Wechselbeziehung zum Legemechanismus tritt.

Der Kopulationsvorgang ist in seinen wesentlichen Grundzügen von EICHLER (15) beschrieben worden. Da jedoch noch eine Reihe Einzelfragen offensteht, soll im folgenden eine zusammenfassende Darstellung über Geschlechtsreife und Kopulation gegeben werden, die sich auf eigene Beobachtungen stützt.

Wie später noch zu erläutern sein wird, beginnt die Spermatogenese in der peripheren Region der Testikuli schon früh. Nach 2 bis 3 Wochen ist das Männchen in der Regel geschlechtsreif. Wenn ein kopulationsbereites Männchen auf ein Weibchen stößt, so reckt es sich mit schräg nach oben gerichteten Fühlern empor und erklettert den Geschlechtspartner. Je nach dem Verhalten des Weibchens zeigt das Männchen, das eine Rittlingsstellung eingenommen hat — wobei die Putzsporne als Stützorgane dienen — verschiedene Handlungen: Ist das Weibchen ebenfalls kopulationsbereit, dann erfolgt meist nur ein Beklopfen mit den Fühlern, der Penis wird bald sichtbar und in die Vulva eingeführt. Der Kopulationsakt kann 30 Minuten bis 1 Stunde dauern. Sträubt sich das Weibchen ein wenig, dann geht das kopulationslustige Männchen dazu über, mit den Mandibeln heftig auf dem Notum des Weibchens kratzende Bewegungen auszuführen, so daß man laute Geräusche wahrnehmen kann. Dadurch wird das Notum erschüttert. Die Erschütterungen pflanzen sich über die am vorderen Rande des Metanotums unterhalb der Aorta befestigten Endfäden auf die Geschlechtsorgane fort und setzen sie in Erregung. Ganz stürmische Männchen beklopfen widerspenstigen Weibchen mit den Vorderextremitäten den Brustteil bzw. Kopf. In der Regel werden bei paarweise gehaltenen Käfern täglich 1—2 Kopulationsakte ausgeführt. Anfänglich setzt die Kopulationstätigkeit in den Vormittagsstunden ein. In der Legezeit verschiebt sich das Kopulieren auf die Nachmittagsstunden, wie es schon von EICHLER (15) beobachtet worden ist. Die Kopulationstätigkeit beginnt dann meist nach 14.00 Uhr und hält oft bis in die Abendstunden an. Wird ein Weibchen in der Legeperiode von einem Männchen am Vormittag zur Kopulation erklettert, dann wehrt es sich in verschiedener Weise. Entweder wird die Hinterleibsspitze fest auf den Erdboden gedrückt, oder das Weibchen versucht durch ruckartige Bewegungen nach beiden Seiten bzw. abwechselnd nach vorn und hinten das ungebetene Männchen abzuschütteln. Die Abwehrmaßnahmen der Weibchen haben meistenteils Erfolg. Als besonders wirksam hat sich das Abstreifen erwiesen, indem das Weibchen unter einen Erdklumpen oder sonstwo unterschlüpft und dabei das reitende Männchen abstreift. Bei toleranten Weibchen kam es nicht selten vor, daß ein Männchen viele Stunden auf dem Rücken seiner Partnerin in Rittlingsstellung verharrte. Das Weibchen läßt sich in solchen Fällen in seinem Lege- oder Fraßgeschäft kaum stören. Zuweilen kommt es vor, daß das kopulationsunlustige Weibchen mit seinem Partner von der Pflanze herabfällt, ohne ihn los zu werden.

Abb. 6. a Pygidium ♀, b Pygidium ♂

Die Kopulationstätigkeit war in meinen Versuchen vor Beginn und während der ersten Woche der Legeperiode am regsten. Gegen Ende der Brutperiode ließ sie nach, wurde aber bis zum Schluß aufrechterhalten.

Vielfach ritten die Männchen in der Zeit der abklingenden Legeperiode, ohne zu kopulieren (Kopulationszeit vom 1. 6. bis 20. 8. 52). Nach meinen Beobachtungen versiegte das Geschlechtsleben der Männchen und Weibchen nahezu gleichzeitig. Die Paarungszeit erstreckte sich über 10 Wochen. Die lebhafteste Kopulationstätigkeit war bei Temperaturen von +24 bis +30° C zu verzeichnen.

Heymons und v. Lengerken (48) haben bei *Oeceoptoma thoracica* L. nachgewiesen, daß eine einmalige Begattung vor der Eiablage für einen Eivorrat von 91 Eiern ausreicht. Die Eier wurden in einer Legeperiode von 41 Tagen gelegt. Um die Nachhaltigkeit einer Besamung nachzuprüfen, wurden von mir Käfer getrennt gehalten und zu bestimmten Zeiten zur Paarung angesetzt. Die Pärchen wurden jeweils 1 Stunde beisammen gelassen. Bei den Schlüpfkontrollen der nach den einzelnen Kopulationen abgelegten Eier ergaben sich bis 12 befruchtete.

Gleiche Ergebnisse wurden auch bei Weibchen erzielt, die aus der Kopulation dem Freilande entnommen worden waren. Bei regelmäßig durchgeführten Feldkontrollen wurde fortlaufende Kopulationstätigkeit beobachtet.

Aus den von mir angestellten Untersuchungen möche ich schließen, daß bei reger Legetätigkeit 1 Kopulation für 2 Tage vorhält. Ich betrachte den R. als einen polygamen Käfer.

Steiner (62) stellte die ersten Paarungen im Freiland am 6. 4. 1934 fest, und zwar 2 bis 3 Wochen nach dem Schlüpfen. Blattny (3) beobachtete eine Paarung auch ohne vorherigen Fraß und vertritt die Meinung, daß ein Reifungsfraß nicht erforderlich sei. Tielecke (66) stellte die erste Kopulation 1950 am 10. 5. fest, im Labor dagegen schon am 2. 5. Von mir wurden 1951 am 15. Mai die ersten kopulierenden R. im Freiland ermittelt. *Cleonus piger* Scop. kopulierte bereits am 2. 5. 1951.

Die ganze Begattungszeit erstreckte sich nach meinen Beobachtungen im Jahre 1951 bis zum 15. Juli.

Es kann als erwiesen gelten, daß die Männchen nicht unmittelbar nach der Begattungszeit sterben, sondern daß ein beachtlicher Teil die Brutperiode überlebt. Da die männlichen senilen Käfer träge sind und eine verhältnismäßig versteckte Lebensweise führen, täuschen Feldbeobachtungen beträchtlich.

VIII. Eiablage

1. Beginn und Beendigung

Der Beginn der Eiablage wird neben dem Zeitpunkt des Erscheinens der Käfer im Frühjahr und dem Verlaufe des Reifungsfraßes von den Witterungsverhältnissen während des Eintritts der Legereife bestimmt. Der Legebeginn ist infolgedessen in den einzelnen Jahren bedeutenden Schwankungen unterworfen. Die Temperatur muß nach unseren Beobachtungen mindestens +16 bis +17° C betragen, um die Legetätigkeit zu ermöglichen. Richtig in Gang kommt das Legen aber erst dann, wenn die Temperaturen über +20° C steigen. Auch die Lichtverhältnisse beeinflussen die Legelust und in gewisser Hinsicht den Legebeginn.

Nach Steiner (62) beginnt die Eiablage beim R. in der Türkei im Monat Mai, 2 Wochen nach dem Beginn der Kopulation.

Eckstein (8) hat ebenfalls in der Türkei festgestellt, daß die Weibchen in der ersten Maiwoche mit dem Eierlegen beginnen.

Tielecke (66) hat im Labor beobachtet, daß die Legeperiode gegen Ende Mai einsetzt. Zu gleichen Ergebnissen waren Tielecke und ich in den Jahren 1951 und 1952 gekommen.

Wenn man in den Versuchen eine gewisse laborbedingte Verzögerung in der Aufnahme der Legetätigkeit in Betracht zieht, dann darf wohl unter mitteldeutschen Freilandverhältnissen in der Regel in der zweiten Woche des Monats Mai mit dem Legebeginn zu rechnen sein.

Die Dauer der Legeperiode ist stark witterungsabhängig und schwankt daher wesentlich. Jablonowski (34) nennt aus dem ungarischen Schadgebiet eine Legezeit von 20 bis 25 Tagen. Steiner (62) rechnet mit einer Legedauer von 2 Monaten. Nach Tielecke (66) rechnen Pyatnitzki und Pavlova mit einer Eiablagezeit von 45 Tagen.

Man darf sich grundsätzlich Tielecke (66) anschließen, daß für das mitteldeutsche Befallsgebiet eine zweimonatige Legeperiode in Frage kommt. Ich bin aber der Meinung, daß diese Zeit in vielen Jahren aus witterungsbedingten Gründen überschritten wird, und erblicke darin einen beachtenswerten Faktor für die Massenwechsellabilität des R. Die Abweichungen können 2—3 Wochen und mehr betragen, wenn man von gebietsmäßigen Unterschieden absieht.

2. Legevorgang und Eizahl

Nach Grindberg (22) legt das Weibchen die Eier 18–31 cm tief in den Boden ab. Eckstein (8) berichtet über Beobachtungen von 3 bis 4 cm Bodentiefe. Eichler (15) hat beobachtet, daß der R. die Eier $^3/_4$ bis 1 cm tief in den Boden ablegt. Er gibt für die einzelnen Phasen des Legevorganges folgende Zeiten an:

a. Herstellen der Eigrube 1,5 bis 2,5 Min.,
b. Das Legen 5 bis 10 Sek.,
c. Zudecken des gelegten Eies 1 bis 2 Min.

Der genannte Autor bemerkt im einzelnen, daß das Tier beim Herstellen der Eigrube den Boden mit den Vorderextremitäten herausscharrt und mit dem Rüssel festdrückt. Nach Eichler (15) wird das Ei mit Hilfe aller Extremitäten zugedeckt und die Erde zwischendurch mit dem Rüssel festgedrückt. Tielecke (66) stimmt der Schilderung des Legevorganges von Eichler (15) zu, macht aber den Einwand, daß das Anlegen und Zuschütten der Eigrube ohne Zuhilfenahme der Extremitäten nur mit dem Rüssel ausgeführt wird.

Nach meinen Beobachtungen sowohl im Freiland als auch im Labor verrichtet das Weibchen das Eierlegen folgendermaßen: Es sucht in wechselnder Entfernung von der Wirtspflanze einen Ablageort und wählt dabei möglichst gelockerten Boden. Unter solchen Verhältnissen führen die Tiere nach den Seiten verlaufende Scharrbewegungen aus, mit denen die gröberen Erdkrümel beiseitegeräumt werden sollen. Danach setzen die Käfer ihre Rüssel auf den Boden und betätigen die Mandibeln mit gleichzeitigen bohrenden Bewegungen des Kopfes. Die Eiablageplätze liegen entweder unmittelbar an der Rübe oder bis zu 27,0 cm weit von ihr entfernt. Auf das Anlegen des Bohrloches wird größte Sorgfalt verwendet. Die dazu benötigten Zeiten innerhalb des zur Eiablage in Frage kommenden Temperaturbereiches schwanken zwischen 1 bis 9 Minuten. Das fertige Bohrloch hat eine Tiefe von Rüssellänge, d. h. etwa 3 mm. Nach dem eigentlichen Anlagevorgang macht das Weibchen eine Wendung um 180°, und zwar auf Grund zahlreicher Beobachtungen im Freiland stets nach rechts, um mit Zielsicherheit die Hinterleibspitze in unmittelbare Nähe der eben angelegten Eigrube zu bringen. Hierauf werden die genauen Umrisse des Loches mit den paarig angeordneten,

chitinisierten und mit Tastborsten versehenen, beiderseits der Vagina etwa 0,5 bis 1,0 mm hervortretenden Vaginalpalpen ertastet. Zu der nun erfolgenden Eiablage wird der Hinterleib mehr oder weniger fest in das Bohrloch gepreßt und nach 10 bis 20 Sekunden das Ei gelegt. Diese Zeit wird unter Freilandverhältnissen benötigt. Im Labor beobachteten wir Zeiten zwischen 11 und 280 Sek. Es ist anzunehmen, daß EICHLER (15) seine Untersuchungen unter höheren Temperaturen durchgeführt hat. Legehemmungen konnte ich nur im Labor beobachten.

Wenn das Legen beendet ist, wendet sich das Tier nicht mehr im Uhrzeigersinn, sondern in entgegengesetzter Richtung wieder um 180° und deckt das abgelegte mit einem Sekrettropfen übergossene Ei zu. Das Zudecken wird, wie bereits TIELECKE (66) bemerkt, mit dem Rüssel vorgenommen. Nebenbei führen allerdings die Beine lebhafte Scharrbewegungen in Richtung der Ablagestelle aus, die keinen praktischen Wert haben. Mit Sorgfalt deckt das Tier das Ei zu und braucht je nach Temperatur 1 bis 5 und mehr Min. Immer wieder aufs neue wird der Boden mit dem Rüssel planiert und angedrückt. Bei Temperaturen über +26 bis +27° C konnte ich oft beobachten, daß das Weibchen den Ablageort mit den Vorder- und Mittel-Extremitäten beklopfte.

Der R. legt die Eier stets einzeln ab, wie dies von allen *Cleoninen* zu vermuten sein dürfte. Einzelablagen habe ich z. B. bei *Cl. cinereus* Schrk. und *Cl. piger* Scop. beobachtet.

In dem geschilderten Falle kommen die Eier, wie schon EICHLER (11) anführt, etwa 0,75 bis 1 cm tief in den Boden. Der Käfer legt die Eier vorzugsweise in mäßig feuchten, feinkrümeligen Boden ab. In solchen Fällen betragen die Tiefenlagen oft nur 3 bis 4 mm, wie es nämlich der Rüssellänge des Käfers entspricht. Trockene, pulverisierte, zu harte und zu nasse Böden hemmen die Legetätigkeit. Ich beobachtete z. B. am 26. 6. 1951 auf stark befallenen Feldern in Milzau, Kreis Merseburg, auf die vor wenigen Tagen stärkere Niederschläge gefallen waren, wie die Weibchen Bohrlöcher anfertigten, ohne sie mit Eiern zu beschicken. Manche Tiere legten bis zu 5 Eigruben an, ohne auch nur einen Versuch zur Eiablage zu machen. Der Boden war oberflächlich etwas abgetrocknet, ließ sich aber noch kneten und enthielt 20 % Wasser. Sinnesphysiologisch werden die thigmotaktischen Reize durch die Fühler perzipiert, deren Wahrnehmungen das eierlegende Weibchen über die Eignung des Ablegeortes orientieren.

Nach JABLONOWSKI (34) legt ein Weibchen im Durchschnitt täglich 3–5 Eier. Die gleiche Tagesleistung gibt ECKSTEIN (8) an. STEINER (62) hat als durchschnittliche Leistung je Tag Gesamtlegeperiode im Jahre 1934 1,8 und 1935 2,1 Eier pro Weibchen ermittelt.

Im Hinblick auf die Gesamteizahl je Käfer finden sich in der Literatur sehr unterschiedliche Angaben. Nach KAMENSKI (36) legt ein Weibchen bei + 26,2° C und 37 % relative Feuchtigkeit maximal 60 Eier innerhalb von 24 Stunden.

JABLONOWSKI (34) hält die Eiablage zur Ermittlung der gesamten Eizahl infolge der Ablage in den Boden für unkontrollierbar und nimmt nach den in den *Ovarien* festgestellten Eianlagen 70 bis 80 Stück je Weibchen an. ECKSTEIN (8) kam in seinen Versuchen auf 764 Eier, so daß ein Durchschnitt von 76,4 Stück Eiern erzielt wurde. Zu gleichen Ergebnissen kam auch ROZSYPAL (58). In STEINERS Versuchen ergaben sich

1934 97,2 Stück Eier
1935 108,5 Stück Eier

und in einer Massenzucht 107,1 Stück Eier als Durchschnittsleistung für ein Weibchen. Ein Käfer in STEINERS Zuchten erreichte eine Höchstleistung von 375 Eiern. KAMENSKI (36) gibt eine Durchschnittslegeleistung von 361 Eiern an und rechnet mit Maximalwerten von 755 Stück.

Tielecke (65) erzielte in seiner Zucht eine durchschnittliche Leistung von 42 Eiern je Weibchen und eine Tagesdurchschnittsleistung von 0,6.

Auf Grund der eigenen Untersuchungen und gestützt auf die Literaturangaben kommt er zu dem Schluß, daß auch im deutschen Verbreitungsgebiet des R. mit einer Eiablagezahl von 80 bis 100 Stück zu rechnen ist.

In meinen Versuchen wurde das Käfermaterial ebenfalls dem Freiland entnommen. Auf diese Weise erreicht man, daß die Tiere in möglichst naturgegebener Verfassung in die Zuchtverhältnisse kommen. Entnimmt man die Tiere dem Freiland zu spät, d. h. wenn die Legeperiode bereits im Gange ist, dann muß mit einer hohen Mortalität gerechnet werden. Diese Beobachtungen wurden bereits von Eichler (12) wie auch von Tielecke (66) gemacht. In unseren Parallelzuchten zeigte sich dieselbe Erscheinung. Wir führen sie darauf zurück, daß die stark auf Milieuveränderungen reagierenden, prall mit Eiern gefüllten Weibchen Legehemmungen hatten und infolge des Gedränges im Abdomen wenig Futter aufnehmen konnten. Dadurch wird die Konstitution der Tiere erheblich beeinträchtigt und die Vitalität wesentlich geschwächt.

Wenn es darauf ankommt, die Legeleistung quantitativ zu ermitteln, so wird ein besonderes Gewicht auf die Wahl des Zuchtverfahrens zu legen sein. Steiner (62) hielt die Käfer in Glasschalen von 20 cm Durchmesser und 5 cm Kantenhöhe, deren Boden 1 cm hoch mit Sand bedeckt wurde. Bereits trokkener Sand dürfte eine gewisse hemmende Wirkung auf die Legetätigkeit ausüben. Weit mehr wird dies aber der Fall sein, wenn die Tiere auf Fließpapier gehalten werden. Unter solchen Bedingungen treten deutliche Hemmungen auf, die sich folgendermaßen äußern: An vielen Tagen legen die Tiere zahlreiche Bohrlöcher an, ohne Eier abzulegen, in andere legen manche Käfer 2 bis 3 Eier unmittelbar hintereinander. In solchen Fällen werden nur die ersten Eier mit Sekret übergossen.

Übersicht 3

Prozentuale Aufteilung der Legetage (1952)

a. auf Fließpapier – b. auf Erdboden gehaltene Käfer

Gruppe	a. %	b. %
1 Ei	58,72	18,82
2 Eier	19,28	17,32
3 Eier	10,74	14,85
4 Eier	6,61	13,86
5 Eier	2,20	11,38
6 Eier	1,10	6,93
7 Eier	0,55	4,45
8 Eier	—	5,44
9 Eier	0,55	3,96
10 Eier	0,25	0,99
11 Eier	—	1,50
12 Eier	—	0,50

Damit jedes Ei einen Tropfen Schutzsekret erhalten kann, ist nach meinen Beobachtungen zwischen 2 Legeakten eine Pause von mindestens 4—6 Minuten nötig.

Steiner (62) (1934) erzielte, wie bereits erwähnt, eine Durchschnittslegeleistung je Weibchen von 1,8 Eiern und 1935 von 2,1. In unseren Zuchtversuchen ergaben sich nach der Methode von Hase (26) 1,8 Stück Eier bzw. auf Boden mit gepflanzten Rüben 4 Eier im Durchschnitt. Wie unterschiedlich die Legefrequenzen verschiedener Zuchtverfahren sein können, ist aus obenstehender Übersicht zu ersehen.

Es zeigt sich, daß auf Fließpapier gehaltene Käfer an 58,7 % aller Legetage jeweils nur 1 Ei legen, während auf Boden gezüchtete Tiere an einem wesentlich geringeren Anteil der Tage, nämlich an 18,8 %, ein Ei zur Ablage

brachten. Nach der Zuchtmethode b wurden an 23,8 % aller Legetage mehr als 5 Eier pro Tag gelegt.

3. Ablauf und Eiablage

Bereits Pyatnitzki und Pavlova (1940) haben Angaben darüber gemacht, wie die Legetätigkeit durch die ganze Periode hindurch verläuft. Nach den genannten Autoren ist die abgelegte Eizahl in den ersten 12 bis 15 Tagen der Legeperiode in stetem Wachsen begriffen und bleibt weitere 18 bis 20 Tage konstant, um in den letzten Tagen rasch abzusinken. Steiner (62) berichtet, daß zu Beginn häufig 4–6 Eier pro Tag und gelegentlich 10–11 Stück gelegt werden. Gegen Ende der Legezeit nehmen die Tagesleistungen rasch ab. Inzwischen wird die Legetätigkeit um diese Zeit mehrere Tage unterbrochen. Nach dem erwähnten Autor beginnt die Eiablage im Mai, erreicht im Juni ihren Höhepunkt und geht gegen Mitte Juli zu Ende. Bei manchen Käfern ist eine gewisse Periodizität der Eierlegephasen zu beobachten. Wenn die Ernährungs- und Temperaturverhältnisse es zulassen, werden fast von allen Weibchen laufend Eier gelegt.

Im allgemeinen kann ich Pyatnitzki und Pavlova (1940) zustimmen, wenn sie die Eierlegeperiode in 3 Abschnitte einteilen, nämlich:

1. die Phase mit steigender Legeleistung,
2. die Konstanzphase,
3. die Phase mit fallender Legetätigkeit.

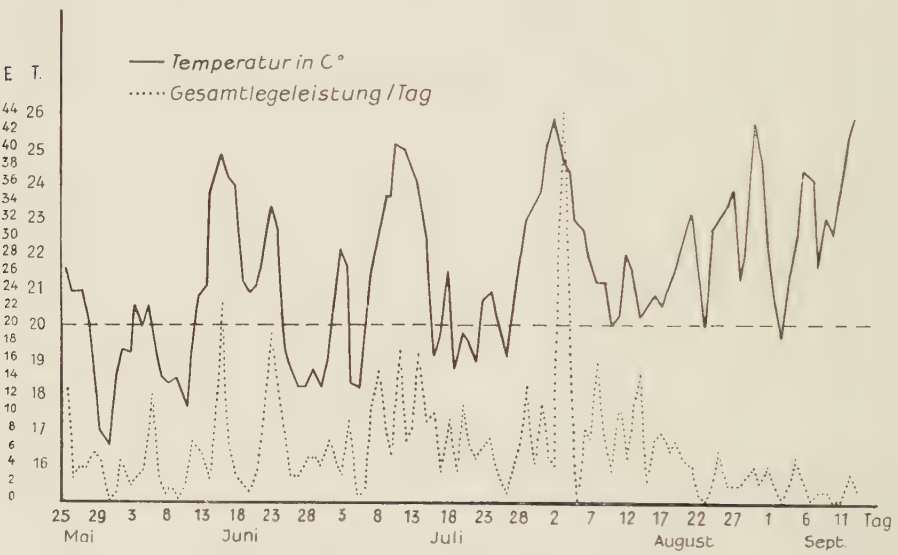


Abb. 7. Die Beziehung der Legetätigkeit zur Temperatur (1951)

Meine Beobachtungen decken sich weitgehend mit denen der genannten Autoren. Das trifft besonders zu für die Ergebnisse aus dem Jahre 1952, die unter günstigen Temperaturverhältnissen während der Konstanzphase gewonnen wurden. Demgegenüber zeigen die Versuchsergebnisse von 1951, daß die konstante Phase durch zahlreiche — oft beachtlich unter + 20° C sinkende Temperaturschwankungen — beunruhigt und ihres Charakteristikums beraubt wird. (Vgl. hierzu: Abb. 7, 8, 9.)

Die fragliche Phase erfährt dann mehrfache Unterbrechungen der Legeleistung bis nahe dem Nullpunkt. Sie wird bis zu einem gewissen Grade verlängert, aber auch nur bis zu einem gewissen Grade, denn von einem bestimmten Zeitpunkt an, setzt automatisch die Endphase der Legeperiode ein, die Leistungen beginnen ständg zu sinken. Da die Tagesleistungen in der

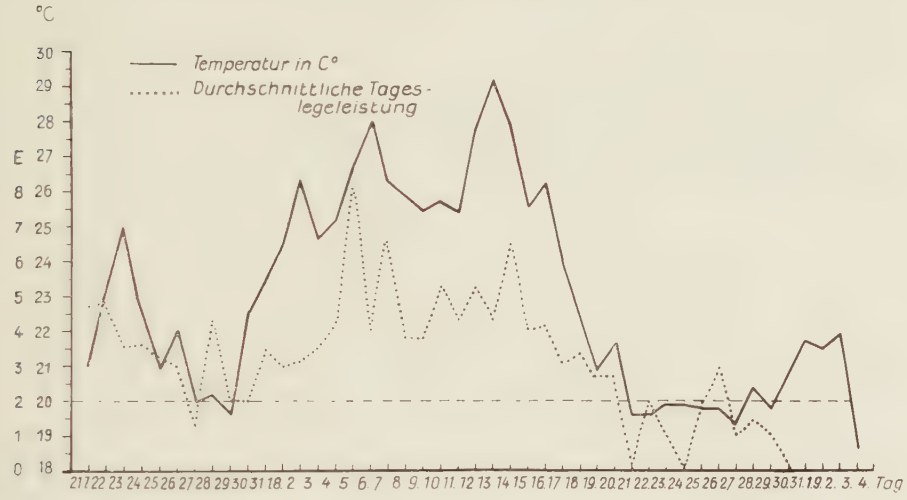


Abb. 8. Die Beziehung der Legetätigkeit zur Temperatur (1952)

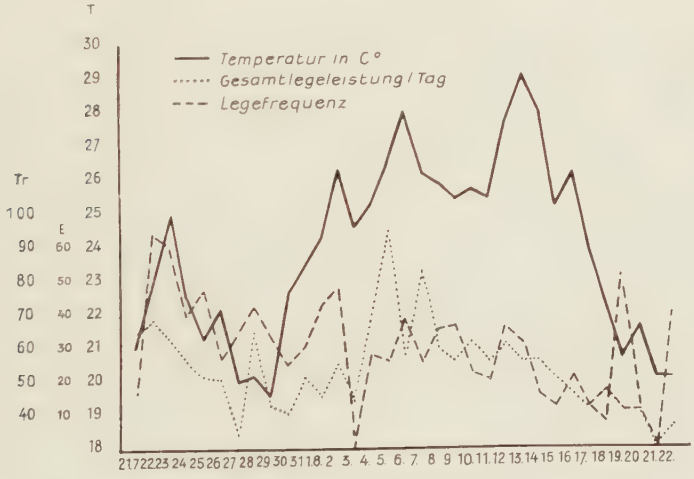


Abb. 9. Legetätigkeit und Legefrequenz in ihrer Beziehung zur Temperatur (1952)

Konstanzphase (Hauptlegezeit) selbst bei optimalen Temperaturverhältnissen (+26 bis +28° C) eine gewisse Höhe, nämlich 11 bis 12 Eier, nicht zu überschreiten vermögen, müßten sich notwendig Störungen der Konstanzphase letzten Endes auf die Gesamtlegeleistung drückend auswirken.

Die Spalten 1 und 2 besitzen Vergleichswert, und zwar insofern, als sie zeigen, wie unterschiedlich die Eiablagen zweier Jahre auf die einzelnen Mo-

nate verteilt sein können. Desgleichen sind die Spalten 2 und 3 vergleichbar. Sie sollen darlegen, welchen modifizierenden Einfluß die Einschaltung einer 3wöchigen Hungerzeit auf den Legeverlauf ausüben kann. Die Ergebnisse sind nicht ohne weiteres auf Freilandverhältnisse übertragbar, denn im Freien wird die Legetätigkeit, den anders gearteten Einwirkungen folgend, einen anderen Verlauf nehmen. Die Eiablage verläuft zumindest ungehemmter. Es darf aber als erwiesen gelten, daß die maximale Tagesleistung bei optimalen Verhältnissen, auch im Freiland 12 Eier nicht überschreiten kann, so daß auf jede Ovariole 3 Eier entfallen. Die Angaben von Kamenski (36), daß ein Weibchen unter optimalen Umweltbedingungen bis 60 Eier innerhalb 24 Stunden zu legen vermag, dürfte zweifelsohne zu hoch gegriffen sein. Die Legegewohnheiten der Weibchen im Tagesablauf hängen mit dem Gesamtverlauf der Eierlegeperiode eng zusammen.

Je nach der herrschenden Temperatur und den Lichtverhältnissen beginnt die Legetätigkeit im allgemeinen in der Zeit zwischen 7 bis 10 h. Die meisten Eier wurden in der Zeit zwischen 9 und 15 h gelegt. In meinen Versuchen sind rd. 84 % der gesamten Tagesmenge in dieser Zeitspanne hervorgebracht worden. An Tagen, an denen morgens trübes und kühleres Wetter herrschte und erst mittags Auflockerung und Erwärmung eintrat, setzte das Legen am Nachmittag ein. Im großen ganzen liegt der Schwerpunkt der Eiablage in den Vormittagsstunden. In die Hauptablagezeit fällt selbstverständlich auch die höchste Aktivität der Käfer, die, wie wir mit Grof (23) sagen können, im allgemeinen zwischen 11 bis 13 h liegt.

Aus dem Institut für Pflanzenkrankheiten der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
Direktor: Prof. Dr. H. Braun

Über Entwicklung und Rückgang der Giftresistenz bei *Tetranychus urticae* Koch und deren Abhängigkeit von der Wirtspflanze

Von Farid Saba

Mit 11 Abbildungen

I. Einleitung und Literatur

In der Praxis ist beobachtet worden, daß Spinnmilben auf einigen Pflanzenarten schneller giftresistent wurden als auf anderen[1]. Das legte die Frage nahe, ob dieses Phänomen im Labor unter einheitlichen und künstlichen Bedingungen reproduzierbar sei und ob Bedingungen und Ursachen seines Auftretens zu klären seien.

Mit dem Problem des Einflusses der Wirtspflanze bzw. der Nahrung auf Giftresistenzentwicklung haben sich bisher nur wenige Arbeiten befaßt. Garman (1950) gibt an, daß Spinnmilben, die auf Molybdän-gedüngten Bohnen gezogen waren, schwach resistent gegen Parathion wurden, während Milben auf Bohnen, die mit Molybdän – Selen in gleichen Mengen versorgt wurden, in ihrer Resistenz zwischen den ersteren und den nur mit Selen versorgten Pflanzen lagen. Wenn Milben von Rosen auf Bohnen umgesetzt wurden, ging die Resistenz gegen Parathion innerhalb von 4 Monaten zurück. Smith u. a. (1951) beobachteten dagegen nach Umsiedeln von Rosen und Bohnen auf 11 andere Wirtspflanzen keine Änderung der Resistenz. Neiswander u. a. (1950) zeigten, daß Milben auf Rosen resistenter gegen Akarizide waren als auf Bohnen und Tomaten. Durch den Wirtspflanzenwechsel sollten sich „einige Merkmale" innerhalb von 2 bis 3 Generationen ändern.

Der Resistenzzunahme entsprechend ist auch von einem Resistenzrückgang berichtet worden. So haben King (1950), Pimental u. a. (1951, 1953) und Babers (1953) beobachtet, daß die Resistenz wieder auf den Anfangsstand zurückging, wenn *Musca domestica* keiner Giftbehandlung mehr unterworfen wurde. March (1949) und Kocher (1953) stellten das gleiche fest, geben aber an, daß nach Behandlung von einer oder zwei Generationen die alte Resistenz sich wieder einstellte. Andererseits fanden Smith u. a. (1951) keine Änderung der Resistenz bei nicht mehr behandelten *Tetranychus telarius* Koch nach 18 Monaten und auch Yust (1951), der nach 14 behandelten Generationen von *Aonidiella aurantii* Kast. 27 Generationen un-

[1] Mündliche Mitteilung von Herrn Prof. Dr. G. Unterstenhöfer, Bayerwerke, Leverkusen.

behandelt gelassen hatte, stellte fest, daß der größte Teil der Resistenz erhalten blieb.

Ich bin deshalb beiden Phänomenen, sowohl der Resistenzentwicklung als auch dem Resistenzrückgang in Verbindung mit der Wirtspflanzenfrage nachgegangen.

Um den Faktor Resistenz möglichst genau zu erfassen, erwies es sich als notwendig, nicht nur die Werte der LD_{50} oder LD_{70} festzustellen, sondern auch die Lage der LD-Geraden und ihre Winkel b zu bestimmen. Erst mit diesem Winkel läßt sich der verschiedene Resistenzgrad der einzelnen Individuen einer Population festlegen. Mir scheint, daß dies bei bisherigen Untersuchungen nicht im notwendigen Umfang beachtet worden ist.

II. Methodik

A. Zuchtmethode

Als Hauptzucht (vgl. Abb. 3) diente eine unbehandelte, gegen Phosphorsäureester sensible Rasse (LD_{50} = 0,00031 % Systox) von *Tetranychus urticae* Koch aus dem biologischen Institut der Farbenfabriken Bayer, Leverkusen, die ursprünglich von Prof. Dosse, Hohenheim, stammte. Sie wurde seit 1957 auf *Phaseolus vulgaris* (Saxa) gehalten. Von ihr wurden im Dezember 1958 im Verlauf von 3 Wochen etwa 2000 Weibchen auf Bohnen (*Phaseolus vulgaris*, Sorte-Saxa), Hopfen (*Humulus lupulus*, Sorte-Hallertauer), Mirabellen (*Prunus domestica*, Sorte-von Nancy), Nelken (*Dianthus caryophyllus*, Sorte-Riesen Meisterwerk) und Taubnesseln (*Lamium album*) übertragen, um 5 „Wirtspflanzenstämme" (B, H, M, N, und T) zu erhalten. Alle Pflanzen waren in einheitlicher Erde unter gleichen Bedingungen gezogen worden.

Abb. 1. Kästen mit Milbenzucht; beide stehen in Prilwasser unter künstlicher Beleuchtung

Zur Beobachtung der Resistenz (R-) Entwicklung wurden der 6. Generation dieser 5 Stämme Milben entnommen. Gleichzeitig dienten diese Stämme auch für die Beobachtung des Resistenzrückganges und einer erneuten Resistenzentwicklung.

Für die Klärung des R-Rückganges wurde außerdem ein ebenfalls von den Farbenfabriken Bayer übernommener Systoxresistenter Stamm (R-Stamm) mit einer LD_{50} von 0,2 % benutzt. Diese hatten ihn aus dem oben genannten durch 22 Systox-Spritzungen entwickelt. Vom Januar 1958 wurde er im Bonner Institut ohne weitere Behandlung auf Bohnen gezogen und dann auf verschiedene Wirtspflanzen (B, H, M und T) gebracht.

Alle Stämme wurden bei Zimmertemperatur und künstlicher Beleuchtung (Osram Leuchtstofflampen HNI, HNG und HNT 2:4:2 etwa 4500 Lux) im 16-Stunden-Tag in offenen, seitlich mit feiner Gaze (0,112 mm Maschenweite) bespannten Kästen gehalten, die in Prilwasser standen, so daß entweichende Milben zu Grunde gingen (Abb. 1).

B. Behandlungsmethoden

Als Insektizid wurde Tetraethylpyrophosphat (TEPP) verwendet, weil es nur eine Wirkungsdauer von 24 Stunden hat und kontaktwirksam ist, ohne Rückstände zu hinterlassen.

Zur Bestimmung der *LD-Geraden* und der aus ihr abzuleitenden LD_{50}- und LD_{70}-Werte wurde folgende *Spritzmethode* angewandt: Die Apparatur bestand aus einem „Parfum-Spritzgerät" — Inhalt 50 ccm — mit feinem Zerstäuber, das über zwei Reduziermanometer (auf 0,05 atü reduziert) an einem Preßlufthahn angeschlossen und in einem an einem Stativ befestigten Stahlring festgeklemmt war (Abb. 2). Auf einem zweiten, konstant entfernten Stativ war eine Zinkplatte mit einem Ausschnitt für den Blattstiel und 3 kleinen flexiblen Klemmen in 45° Neigung befestigt, um das Blatt fest auf der Platte zu halten. Zwischen beiden Stativen befand sich ein Drehstuhl, der je nach Größe der Pflanze höher oder tiefer geschraubt werden konnte. Um eine gleiche Menge und gleichmäßigen Belag auf den Blättern zu gewährleisten, wurde bei konstanter Entfernung zwischen Spritzgerät und Objekt und konstantem Pegelstand der Spritzbrühe — 40 ccm, davon 0,5 ccm pro Konzentration abgespritzt — 30 Sekunden lang gespritzt.

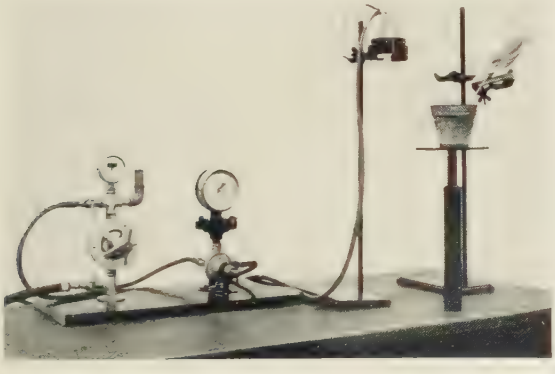


Abb. 2. Spritzapparat für LD-Bestimmung

Zur *R-Entwicklung* wurde eine *Tauchbehandlung* angewandt. Das Tauchen erfolgte in einem 5 l Kunststoffgefäß für die Dauer von 8 Sekunden bei einer vorher ermittelten LD_{50} bzw. LD_{70}; kürzeres oder längeres Tauchen hätte zu ungenaueren Ergebnissen bzw. zu nekrotischen Erscheinungen auf den Blättern geführt.

Die zur Bestimmung der Dosis letalis angewandte Spritzmethode und die zur R-Entwicklung benutzte Tauchmethode unterschieden sich in einem wesentlichen Punkt: Dieselbe Konzentration bewirkte beim Spritzen eine geringere Abtötung als beim Tauchen. Das war jedoch auch beabsichtigt, da eine Verlängerung der Spritzzeit, durch die Abtötungsprozentsätze erreicht werden sollten, die denen der Tauchmethode entsprachen, zu nekrotischen Erscheinungen vor Beendigung des Versuches führte. Deshalb mußten diese methodisch bedingten unterschiedlichen Einwirkungen in Kauf genommen

werden, konnten es aber auch, da alle Stämme in gleicher Weise behandelt wurden und damit die Ergebnisse miteinander vergleichbar sind.

C. Bestimmung der Dosis letalis

Sämtliche Dosis-letalis-(LD)-Bestimmungen wurden unter konstanten, einheitlichen Verhältnissen durchgeführt. Die auf den verschiedenen Wirtspflanzen herangezogenen Weibchen wurden auf Bohnenblätter übertragen, die unter 26 ± 1°C, 85% ± 5% relativer Luftfeuchtigkeit und Licht der oben angegebenen Zusammensetzungen gehalten wurden. Auf diese Weise nahmen alle Milben während der Bestimmung gleichartige Nahrung auf. Die Übertragung auf Bohnenblätter war nicht zu umgehen, weil Größe und Beschaffenheit von Nelken- und Taubnesselblättern die Bestimmung der Dosis letalis nicht erlaubten. Bohnen waren außerdem einzeln leicht zu ziehen und ermöglichten eine gleichmäßige Verteilung des Giftes auf der ganzen Blattoberfläche. Die durch das Umsetzen verursachte Nahrungsumstellung konnte aber auch in Kauf genommen werden, da sie offenbar keinen großen Einfluß auf die LD-Werte hat. Das konnte aus zwei gleichzeitig auf Bohnen- und auf Hopfenblättern vorgenommenen LD-Bestimmungen bei resistenten Weibchen eines Hopfenstammes abgeleitet werden. Auf ersteren wurde die LD_{50} mit 0,009, auf letzteren mit 0,007 ermittelt. Die zugehörigen Winkel b betrugen 0,43 bzw. 0,48. Die Unterschiede waren demnach ganz geringfügig.

Auf der Blattoberseite eines primären Bohnenblattes wurde mit einer Injektionsspritze ein Leimring von ca. 6 cm Durchmesser gespritzt. Dann wurden mit einem Kollektor (Dittrich 1959) ca. 60 Weibchen gesammelt und in den Ring gesetzt. Nach etwa 6 Stunden wurde die Anzahl der darin lebenden Weibchen festgestellt und anschließend stets zwischen 16 und 18 Uhr gespritzt. Nach 24 Stunden wurde ausgewertet; alle Tiere, die sich nach Berührung bewegten, wurden als lebend gezählt.

Jede LD-Bestimmung wurde mit 4 bis 6 Konzentrationen bei 3- oder 4-maliger Wiederholung innerhalb von 4 Tagen ausgeführt. Die Errechnung der LD-Geraden erfolgte nach der Methode von Finney (1952) $y = bx + a$. In der Formel entspricht b dem Tangens des Winkels, der von der LD-Geraden und der Abszisse gebildet wird. x ist die Konzentration des Mittels. Das absolute Glied a gibt die Abtötung durch eine 1%ige Lösung an. Die errechneten LD-Geraden wurden auf Wahrscheinlichkeitspapier[2] gezeichnet, bei dem die Abszisse (Konzentration) logarithmisch und die Ordinate (Abtötungsprozentsätze) nach dem Gauss'schen Integral geteilt ist. Aus der graphischen Darstellung der LD-Geraden auf Millimeterpapier bei gleicher Teilung beider Achsen ist b direkt ablesbar. Bei Abtötungen im Bereich von 5 und 95% gibt b eine Vorstellung von der Heterogenität eines Stammes; Werte außerhalb dieses Bereiches sind ungenau. Mit Zunahme von b, wenn also die LD-Gerade steiler verläuft, verengt sich der Bereich der Abtötungskonzentration, die Population des Stammes reagiert mithin auf Giftwirkung homogener. Bei den Versuchen zeigte sich sehr bald, daß die Abtötungswerte der Weibchen offenbar durch deren Alter beeinflußt wurden. Ich behandelte je 60 Weibchen im Alter von 1—2 bzw. 3—5 bzw. 7—9 Tagen mit 0,0028% TEPP in fünfmaliger Wiederholung. Das Ergebnis ist in Tabelle 1 zusammengestellt.

[2] Wahrscheinlichkeitsnetz 423½ A_3, Fa. Selecta, Einbeck, Han.

Tabelle 1

Einfluß des Alters auf die Abtötung von Weibchen durch 0,0028 % TEPP

Weibchen Alter	1—2 Tage	3—5 Tage	7—9 Tage
Abtötungsprozentsatz	71,0 %	69,0 %	5,0 %
	62,0 %	48,0 %	26,0 %
	78,0 %	50,0 %	36,0 %
	24,0 %	19,0 %	15,0 %
	77,0 %	44,0 %	33,0 %
Durchschnitt	62,0 %	48,0 %	23,0 %

Eine Varianzanalyse zeigte signifikante Unterschiede bei der Abtötung zwischen den 3 Altersstufen.

Demnach nimmt der Abtötungsprozentsatz mit zunehmendem Alter der Weibchen ab. Bei allen weiteren Versuchen verwendete ich deshalb nur Weibchen im Alter von 3—5 Tagen.

III. Resistenzentwicklung auf 5 Wirtspflanzenarten

Zunächst wurden die LD-Geraden von jedem der 5 unbehandelten Stämme festgestellt und ihnen die LD_{50}- und LD_{70}-Werte entnommen. Dann wurden jeweils ca. 600 Weibchen im Alter von 3—5 Tagen auf die Blätter unbefallener Triebe der betreffenden Wirtspflanzenarten gesetzt. Etwa 6 Stunden später wurden sie 8 Sekunden in die TEPP-Lösung, deren Konzentration derjenigen der LD_{50} bei der Spritzmethode entsprach, getaucht. 24 Stunden später wurden die Triebe für einen Tag auf frische, wiederum milbenfreie Pflanzen gebracht. Lebende Weibchen, die in dieser Zeit nicht auf die neuen Pflanzen gewandert waren, wurden mit einem feinen japanischen Pinsel einzeln umgesetzt.

Nach jedem Eintauchen mußte eine Generation übergangen werden, um eine ausreichende Anzahl Weibchen zur Verfügung zu haben. Nach einer Generation wurden wieder jeweils ca. 600 3—5 Tage alte Weibchen gesammelt und in Lösungen getaucht, deren Konzentration diesmal der LD_{70} bei der Spritzmethode entsprach.

Generationen	Behandlung
0 (unbehandelte Stämme)	1. LD-Bestimmung durch Spritzmethode, Ermittlung der 1. LD_{50} und LD_{70}.
0	600 Weibchen getaucht (Konz. = 1. LD_{50})
2	600 Weibchen getaucht (Konz. = 1. LD_{70})
4	2. LD-Bestimmung
4	600 Weibchen getaucht (2. LD_{50})
6	600 Weibchen getaucht (2. LD_{70})
8	3. LD-Bestimmung
8	600 Weibchen getaucht (3. LD_{50})
10	600 Weibchen getaucht (3. LD_{70})
12	4. LD-Bestimmung

Wiederum nach einer Generation, also in der 4. Generation, wurde die neue, 2. LD-Gerade bestimmt und daraus die 2. LD_{50}- und LD_{70}-Werte entnommen und mit dieser bzw. der übernächsten (6.) Generation der ganze Prozeß mit den *neuen* Konzentrationen wiederholt.

Die Versuchsanordnung zeigt das folgende Schema:

Zur Erhöhung der Sicherheit wurde etwa zwei Wochen später unter denselben Bedingungen in demselben Raum ein zweiter Parallelversuch durchgeführt; die beiden Versuchsreihen sind als A und B gekennzeichnet worden. Abb. 3 veranschaulicht die gesamte Versuchsdurchführung unter Einfluß später noch näher zu besprechender Versuche.

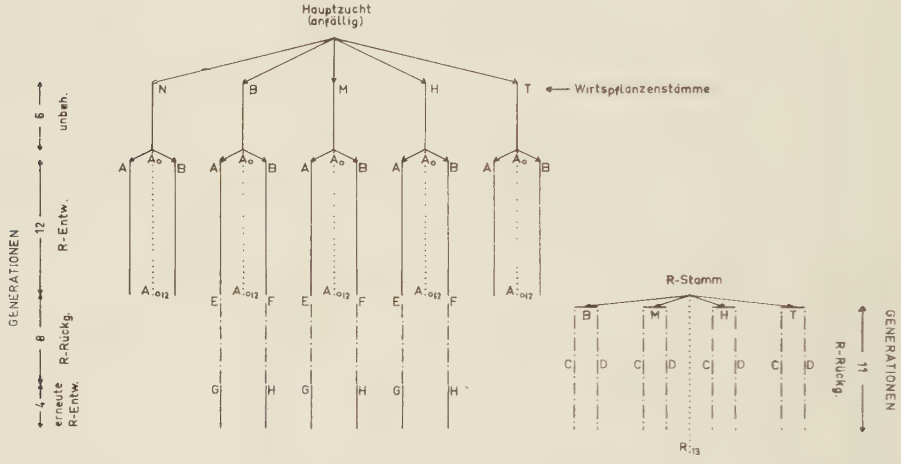


Abb. 3. Schema der Untersuchungen über Entwicklung und Rückgang der Giftresistenz bei *T. urticae* Koch in Abhängigkeit von der Wirtspflanze. Links: Versuche mit einem anfälligen Stamm (Hauptzucht); N, B, M, H, T = Wirtspflanzenstämme auf Nelken, Bohnen, Mirabellen, Hopfen, Taubnesseln. A_0–A_{12} = Kontrolle (unbehandelt). A, B = Wiederholungen bei R-Entwicklung (Kap. III); E, F = entstanden aus A und B bei R-Rückgang (Kap. IV A); G, H bei erneuter R-Entwicklung (Kap. V). Rechts: Versuche mit einem R-Stamm; B, M, H, T = Übertragung auf verschiedene Wirtspflanzenarten; C, D = R-Rückgang bei verschiedenen Temperaturen; R_{13} = R-Rückgang im Labor (Kap. IV B).

In Tabelle 2 sind die für LD_{50}, LD_{70}, LD_{95} und b gefundenen Werte einerseits in der unbehandelt gebliebenen Kontrolle am Anfang (A_0) und am Ende (A_{12}) des Versuches, andererseits in der 4., 8. und 12. behandelten Generation von A und B zusammengestellt. Die dazugehörigen LD-Geraden sind in Abbildung 4 wiedergegeben.

In der unbehandelten 6. Generation der aus der Hauptzucht aufgebauten Wirtspflanzenstämme wurden geringe Unterschiede in der LD_{50}-Konzentration der einzelnen Stämme beobachtet. Die Werte bewegten sich zwischen 0,0023 und 0,0033. Ferner sind Unterschiede in dem Winkel b entstanden, die zwischen 2,38 und 3,04 lagen. Die Kontrolle am Ende des Versuches zeigte eine Zunahme der LD_{50}-Werte bei Bohnen von 0,0023 auf 0,0037 und bei Nelken von 0,0032 auf 0,0043. Eine Änderung der b-Werte bei Bohnen, Hopfen und Mirabellen war ebenfalls festzustellen. Diese Unterschiede in der Kontrolle sind allerdings gering und möglicherweise durch den Einfluß der Wirtspflanze entstanden.

Tabelle 2

LD- und b-Werte für 5 Wirtspflanzenstämme von Tetranychus urticae Koch. A_0 und A_{12} = Werte der unbehandelt gebliebenen Kontrolle am Anfang und Ende des Versuchs; A, B Werte der Parallelversuche nach 4, 8 und 12 Generationen

Generationen		Bohne				Mirabelle				Hopfen			
		LD_{50}	LD_{70}	LD_{95}	b	LD_{50}	LD_{70}	LD_{95}	b	LD_{50}	LD_{70}	LD_{95}	b
0	A_0	0,0023	0,0035	0,0082	3,04	0,0029	0,0043	0,0105	2,96	0,0033	0,0055	0,016	2,38
	A_{12}	0,0037	0,0057	0,015	3,31	0,0025	0,004	0,0074	2,85	0,0032	0,0056	0,019	2,10
4	A	0,0061	0,0097	0,026	2,68	0,0051	0,0076	0,018	3,02	0,0095	0,017	0,06	2,11
	B	0,0065	0,0098	0,024	2,96	0,007	0,010	0,022	3,36	0,010	0,017	0,052	2,31
8	A	0,0069	0,011	0,03	2,58	0,0109	0,0158	0,035	3,27	0,040	0,110	0,83	1,23
	B	0,0081	0,014	0,048	2,17	0,0016	0,0035	0,15	1,78	0,061	0,130	0,67	1,61
12	A	0,011	0,018	0,052	2,13	0,035	0,068	0,28	2,20	0,74	1,80	12,80	1,28
	B	0,011	0,020	0,072	2,05	0,0023	0,005	0,022	1,45	0,71	2,00	17,0	1,16

Generationen		Nelke				Taubnessel			
		LD_{50}	LD_{70}	LD_{95}	b	LD_{50}	LD_{70}	LD_{95}	b
0	A_0	0,0032	0,005	0,013	2,66	0,0027	0,0041	0,0097	3,03
	A_{12}	0,0043	0,0065	0,015	2,66	0,003	0,004	0,0074	3,07
4	A	0,0061	0,010	0,029	2,45	0,0034	0,0048	0,011	3,26
	B	0,008	0,0135	0,040	2,35	0,0048	0,0067	0,012	3,13
8	A	0,0075	0,0125	0,038	2,35	0,0165	0,0255	0,065	2,76
	B	0,0084	0,019	0,11	1,48	0,016	0,024	0,057	3,03
12	A	0,0195	0,042	0,21	1,53	0,19	0,56	1,60	1,11
	B	0,021	0,045	0,14	1,56	0,10	0,29	1,30	1,08

Um den Einfluß der Behandlung klar herauszustellen, ist es zweckmäßig, zunächst Anfangs- und Endwerte einander gegenüberzustellen, wobei für letzteres die Durchschnittswerte von A und B zugrunde gelegt sind. Nur bei der Mirabelle ist lediglich A verwertet worden, da B einen so auffallenden, nicht zu erklärenden Verlauf zeigte, daß sie aus den weiteren Betrachtungen ausgeschaltet werden mußte. Die *LD-Geraden* verschoben sich durch die Giftbehandlung auf der Abszisse durchweg nach *rechts*, d. h. die LD-Konzentration und mithin die Resistenz der Stämme nahm — wie zu erwarten war — zu. Am wenigsten nahm die LD_{50}-Konzentration auf Bohnen, von 0,0023 % auf 0,011 %, zu, also um das 5fache, am meisten auf Hopfen, von 0,0033 % auf 0,725 %, also um das 220fache. Bezogen auf den LD_{50}-Wert auf Bohnen erreichte dieser auf Hopfen das 66fache, auf Taubnessel das 16fache, auf Mirabelle A das 3fache und auf Nelke das 2fache. Für die extrapolierte LD_{95} ergaben sich noch wesentlich größere Differenzen: auf Hopfen das 240fache, auf Taubnessel das 23fache, auf Mirabelle A das 5fache und auf Nelke das 3fache. Gleichzeitig wurde die *Neigung der Geraden* geringer, ihre *b-Werte* also *kleiner*, die Stämme wurden demnach *heterogener*. Bei der Änderung der b-Werte lagen ebenfalls Unterschiede zwischen den Wirtspflanzenstämmen vor. Am heterogensten wurde der Stamm nach 12 Generationen auf Taubnessel, b änderte sich von 3,03 auf 1,09; dann folgten Hopfen von 2,38 auf 1,22; Nelken von 2,66 auf 1,55; Bohnen von 3,04 auf 2,09 und Mirabelle A von 2,96 auf 2,20. Die Bedeutung dieser Veränderung sei am Beispiel der Taubnessel erläutert. Beim *Ausgangswert* (3,03) wurden die mittleren 50 % der Tiere der Population (von 25 % bis 75 % Abtötung) durch eine Steigerung der Giftkonzentration auf etwa das 3fache (von 0,0016 auf 0,0045 %) abgetötet. Beim *Endwert* von b (1,09), nach der R-Entwicklung, betrug diese

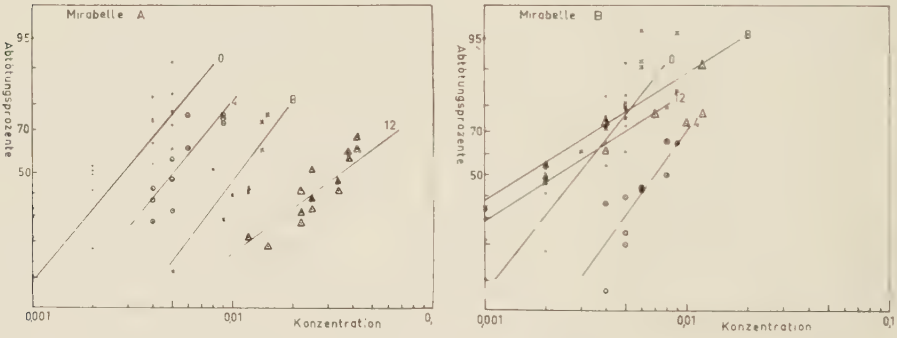


Abb. 4. Verlauf der LD-Geraden bei R-Entwicklung auf 5 Wirtspflanzenarten bei Versuchsbeginn (0) und in 4., 8. und 12. Gen. A, B = Parallelversuche. Abszisse = Konzentration. Ordinate = Abtötungsprozente. Behandlung mit TEPP. März–August 1959

Konzentrationssteigerung dagegen das 16fache (von 0,036 auf 0,6), d. h. unter den 50 % Individuen, die dem Mittelwert am nächsten waren, gab es immer noch Giftresistenzunterschiede, die einer 16fachen Giftkonzentration entsprachen.

Betrachtet man die durch die Behandlung hervorgerufenen Veränderungen der ermittelten Werte nicht nur durch Gegenüberstellung von Ausgangs- und Endwerten, sondern unter Einbeziehung der in der 4. und 8. Generation gefundenen Werte, so ergibt sich eine weitere wichtige Erkenntnis. Abb. 5

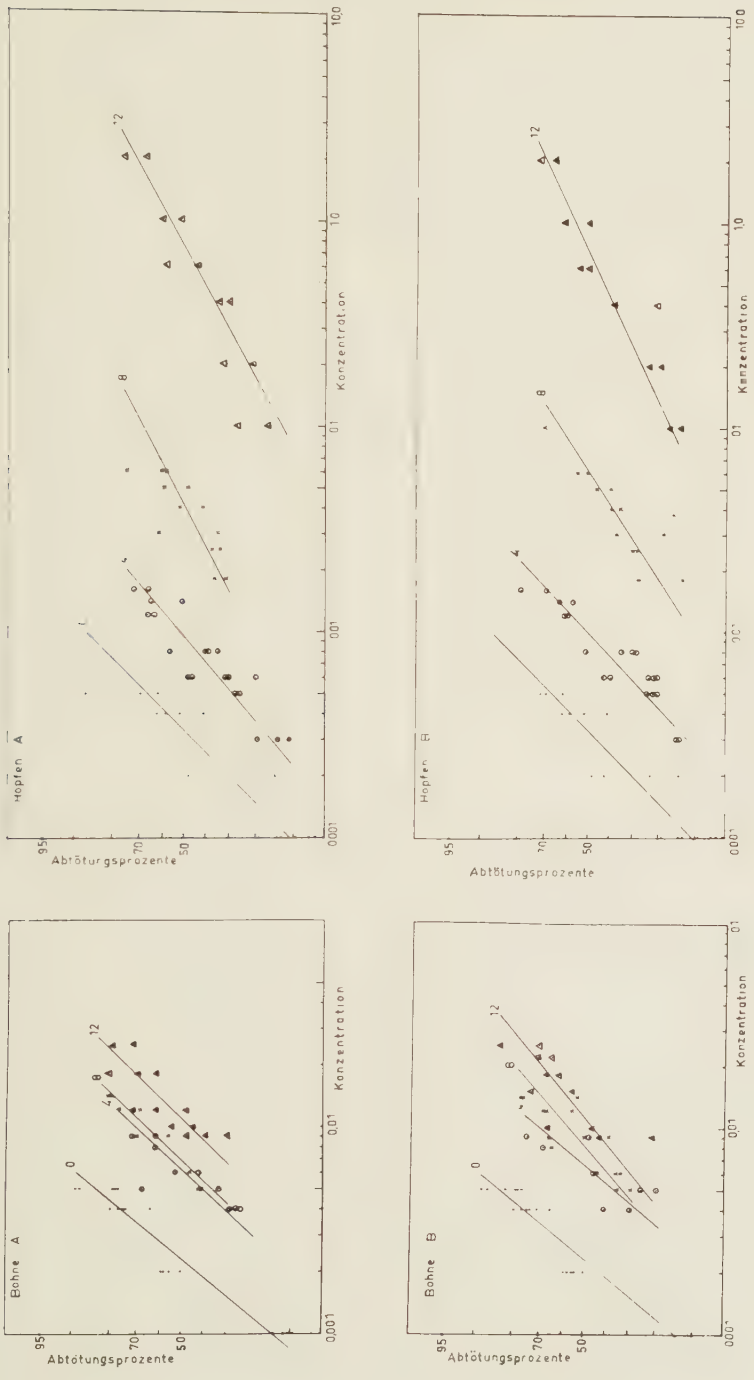


Abb. 4. (Fortsetzung)

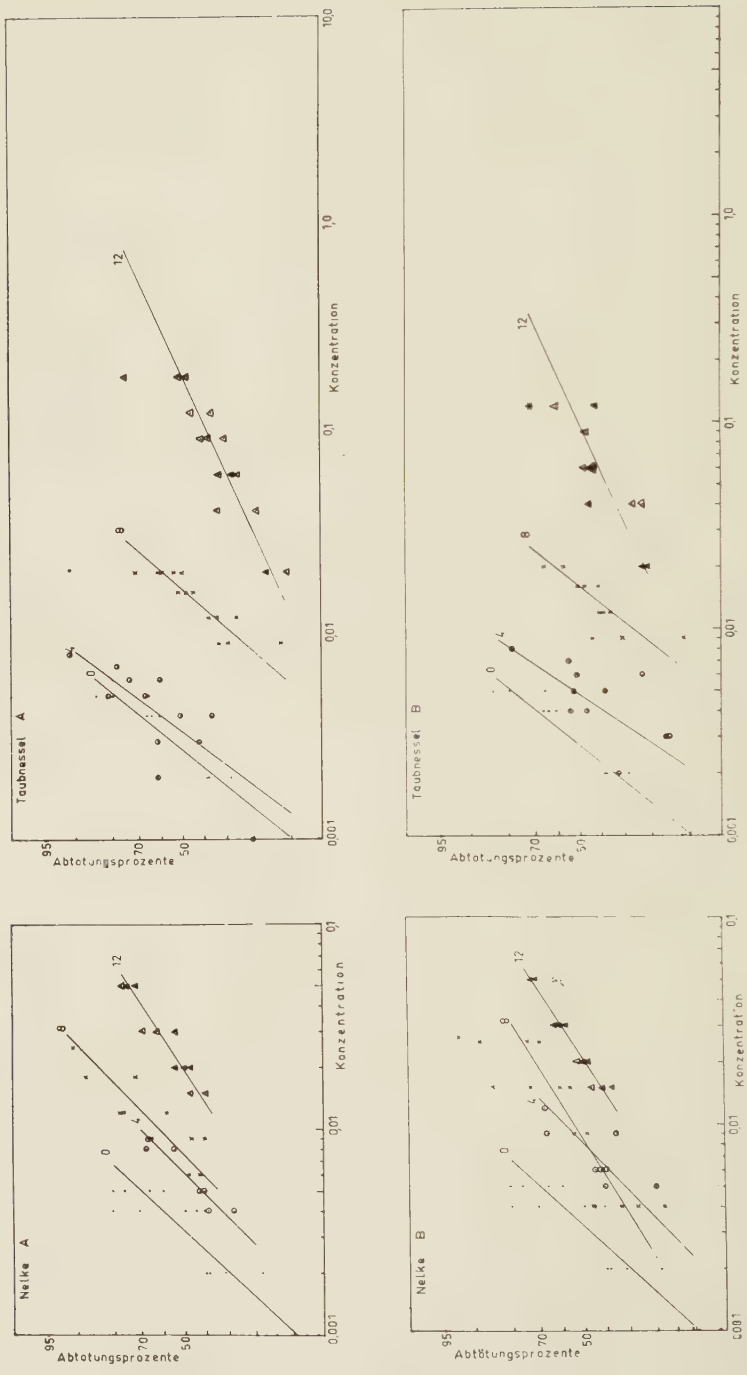


Abb. 4. (Fortsetzung)

veranschaulicht die Veränderungen der LD_{50}-Konzentrationen auf den 5 Pflanzenarten, wobei der Durchschnitt der A- und B-Werte zugrunde gelegt worden ist. Nunmehr wird deutlich erkennbar, daß die so gewonnenen Kurven sehr erheblich voneinander abweichen.

Auf Bohnen und Nelken steigt die LD_{50}-Konzentration zuerst stark, dann langsam; auf Taubnessel dagegen umgekehrt, zuerst langsam, dann stark an. Auf Hopfen nimmt sie annähernd gleichmäßig stark zu, so daß sie in der 12. Generation den Höchstwert aller 5 Stämme erreicht. Auf Mirabelle A ähnelt sie dem Hopfen, ohne allerdings eine so hohe LD-Konzentration zu erreichen.

IV. Der Resistenzrückgang auf den Wirtspflanzenarten

A. R-Rückgang bei einem resistenten Stamm auf 4 verschiedenen Wirtspflanzenarten

Die Versuche gingen aus von einem seit Jahren resistenten und durchweg auf Bohnen gehaltenen Stamm (vgl. Methodik und Abb. 3 rechts), der seit Januar 1958 nicht mehr behandelt worden war. Er wurde als Kontrolle in einem Laboratorium bei etwa 24° C und etwa 40% R.L. gehalten. Je 10 von diesem Stamm stark befallene Blätter wurden im Februar 1959 auf Bohnen, Hopfen, Mirabellen und Taubnessel gelegt, um 4 Wirtspflanzenstämme zu erzielen. Sie wurden in Gewächshauskabinen unter künstlicher Beleuchtung gehalten, und zwar jeweils die eine Hälfte bei etwa 20 ± 5° C (C), die andere bei 30 ± 4° C (D). Diese Stämme blieben ohne Behandlung. Erstere wurde nach 3 (Ende April 1959) und 7 (Mitte Juli 1959), letztere nach 11 (Mitte Juli 1959) Generationen auf ihre Resistenz geprüft. Die Ergebnisse sind in Tabelle 3 und Abb. 6 zusammengestellt. Bei allen 4 Stämmen und in beiden Temperaturbereichen nahmen die LD_{50}-Konzentrationen mehr oder weniger stark ab.

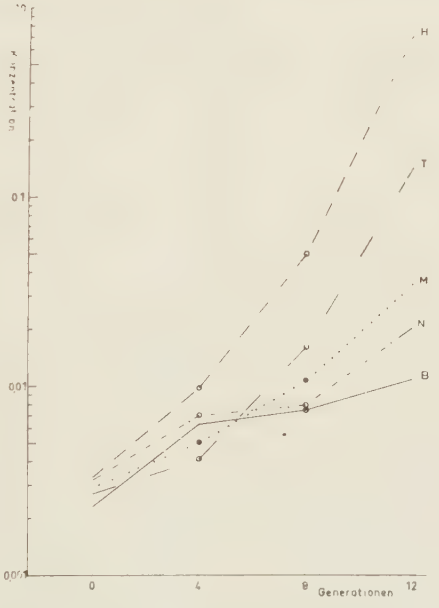


Abb. 5. Änderung der LD_{50}-Konzentration im Verlauf der R-Entwicklung während 12 Generationen auf Bohnen (B), Hopfen (H), Mirabellen A (M), Nelken (N) und Taubnessel (T)

Bei 20° C verringerte sich die LD_{50}-Konzentration nach 3 Generationen verhältnismäßig wenig, sank aber nach 7 Generationen stark ab. Nur auf der Mirabelle war die Resistenz schon nach der 3. Generation stark zurückgegangen. In derselben Zeitspanne, allerdings nach 11 Generationen, nahm die LD_{50}-Konzentration bei 30° C viel stärker ab. Gleichsinnig mit dieser Verringerung der LD_{50}

Tabelle 3

LD_{50}-Konzentrationen und Winkel b beim Resistenzrückgang eines unbehandelt bleibenden R-Stammes auf verschiedenen Wirtspflanzenarten sowie Kontrolle am Anfang (R-Stamm) und am Ende (R_{13}) des Versuchs. Versuch C = bei etwa 20° C; Versuch D = bei etwa 30° C

	Kontrolle		C nach 3 Generationen		C nach 7 Generationen		D nach 11 Generationen	
	LD_{50}	b	LD_{50}	b	LD_{50}	b	LD_{50}	b
Bohne (R-Stamm)	1,20	1,66						
Bohne (B)			1,10	1,70	0,17	1,23	0,025	0,83
Mirabelle (M)			0,14	0,95	0,015	1,48	0,0055	1,72
Hopfen (H)			0,90	1,84	0,30	0,86	0,27	0,37
Taubnesseln (T)			1,00	1,64	0,12	1,04	0,026	0,85
Bohne (R_{13})	0,010	0,88						

wurde der Winkel b kleiner; nur auf Mirabelle wurde er nach der 7. bzw. 11. Generation wieder größer.

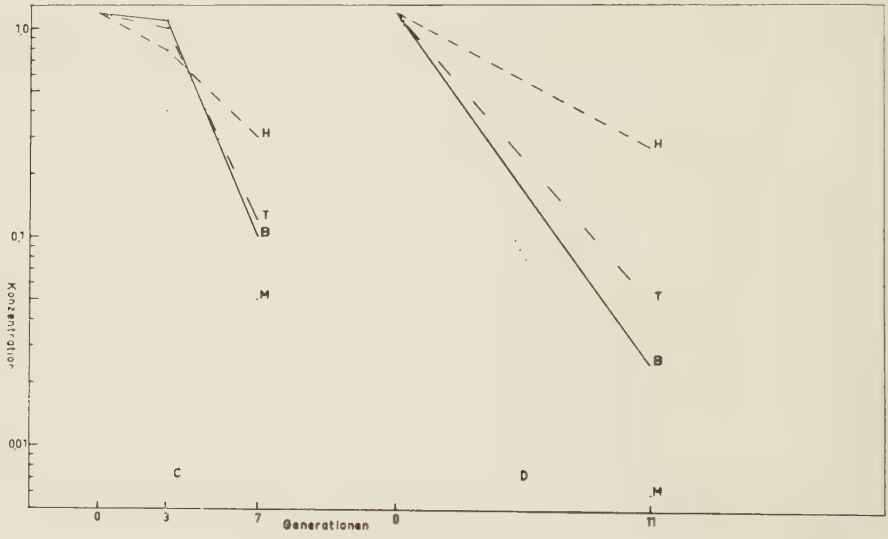


Abb. 6. Abnahme der LD_{50}-Konzentration beim Resistenzrückgang nach 3, 7 und 11 Generationen eines unbehandelt bleibenden R-Stammes auf verschiedenen Wirtspflanzenarten bei 20° C (C) und 30° C (D)

Auf den einzelnen Wirtspflanzenarten war der R-Rückgang unterschiedlich. Während auf Hopfen die LD_{50}-Konzentration mit 0,27 nach 11 Generationen am höchsten blieb, erreichte sie auf Mirabelle mit 0,0055 ihren geringsten Wert; Taubnessel und Bohnen lagen mit fast gleicher LD_{50} (0,026 bzw. 0,027) in der Mitte. Auch die Verringerung des Winkels b war wirtspflanzenabhängig; bei Hopfen änderte er sich am auffälligsten und erreichte

hier mit 0,37 den niedrigsten Wert, dann folgten fast übereinstimmend Bohnen (0,83) und Taubnessel (0,85). Das besondere Verhalten auf Mirabelle ist bereits erwähnt.

Die Hauptzucht des resistenten Stammes (Abb. 3, R_{13}), der als Kontrolle bei 24° C unbehandelt belassen wurde, wies am Ende des Versuches (August 1959) einen gleichsinnigen Verlauf des R-Rückganges (Abb. 7, 13. Generation) auf. Um diesen Verlauf zu veranschaulichen, sind die LD-Geraden der beiden Bohnenstämme und der Kontrolle in Abb. 7 dargestellt.

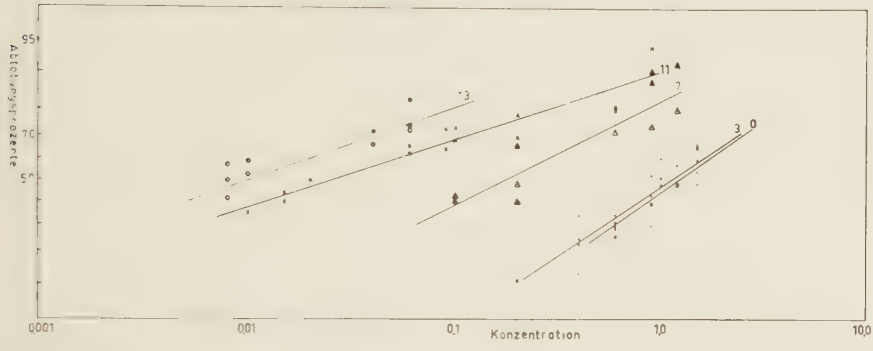


Abb. 7. Verlauf des Resistenzrückganges eines unbehandelten restistenten Stammes von *T. urticae* Koch auf Bohnen für 3, 7 und 11 Generationen, sowie in der Kontrolle 0 und 13

B. Resistenzrückgang bei den auf verschiedenen Wirtspflanzenarten neu entwickelten resistenten Stämmen

Die Bohnen-, Hopfen- und Mirabellenstämme A und B blieben im Anschluß an die R-Entwicklung über etwa weitere 8 Generationen unter denselben Bedingungen unbehandelt, um auch hier den R-Rückgang zu verfolgen (Abb. 3, E und F). Anschließend, also nach 20 Generationen, wurden die LD-Werte bestimmt; sie sind in Tabelle 4 und Abb. 8 zusammengestellt.

Der R-Rückgang zeigte die gleiche Tendenz (außer Mirabelle B bzw. F) wie im vorigen Versuch.

Die LD_{50} entsprach auf Bohnen und Mirabelle A in der 20. Generation derjenigen vor der R-Entwicklung (Gen. 0 — 0,0023), wobei die 12. Generation auf Mirabelle A eine höhere LD_{50}-Konzentration besaß als auf Bohnen. Auffallend ist, daß auf der Mirabelle F die LD_{50} trotz ausgesetzter Behandlung eine geringe Zunahme zeigte, die sich nicht erklären läßt. Auf Hopfen nahm die LD_{50} auch ab, aber weniger als auf Bohnen und Mirabelle; der Ausgangswert wurde nicht annähernd erreicht. Allerdings war auch der Endwert der R-Entwicklung auf ihm viel höher als auf Bohnen und Mirabelle A.

Der Winkel b wurde auf Hopfen, auf dem der höchste R-Grad erreicht worden war, kleiner und erreichte den extremen Wert von 0,78. Der Konzentrationsbereich für die mittleren 50% der Tiere der Population (25% bis 75%) lag danach zwischen 0,0065 und 0,3 (bei E) und 0,03 und 2,0 (bei F); schwankte also um das 55fache. Auf Bohnen und Mirabelle E wurde b größer und lag zwischen dem des anfälligen und dem des resistenten Zustandes.

Tabelle 4

LD- und b-Werte bei R-Rückgang und neu entwickelter Resistenz auf verschiedenen Wirtspflanzenarten. 12. Gen. = nach R-Entwicklung; 20. Gen. = nach 8 unbehandelten Generationen; 24. Gen. = nach 4 neubehandelten, bei Hopfen nach 2 behandelten Generationen

	Bohne			Mirabelle			Hopfen		
	LD_{50}	LD_{70}	b	LD_{50}	LD_{70}	b	LD_{50}	LD_{70}	b
12. Gener. A	0,011	0,018	2,13	0,035	0,068	2,20	0,74	1,90	1,28
12. Gener. B	0,011	0,02	2,05	0,0023	0,005	1,45	0,71	2,00	1,16
20. Gener. E	0,0018	0,0032	2,53	0,0027	0,0042	2,72	0,045	0,20	0,82
20. Gener. F	0,0028	0,0043	2,84	0,004	0,009	1,53	0,25	1,30	0,74
24 bzw. 22 Gener. G	0,003	0,005	2,21	0,008	0,016	1,65			
H	0,004	0,009	1,72	0,023	0,07	1,06	0,56	0,84	2,89

V. Erneute Resistenzentwicklung nach einem Resistenzrückgang

Um zu prüfen, wie sich in einer Population Resistenz nach Anstieg und Rückgang neu entwickelt, wurden die Stämme der Versuchsreihen E und F erneuter Behandlung unterworfen. Von jedem Wirtspflanzenstamm wurden 600 Weibchen auf Triebe der entsprechenden Pflanzenart umgesetzt und in derselben Weise wie bei der ersten R-Entwicklung in Konzentrationen getaucht, die in der 22. Generation ihrer LD_{50} und in der 24. ihrer LD_{70} bei der Spritzmethode entsprachen (Parallelstämme G und H).

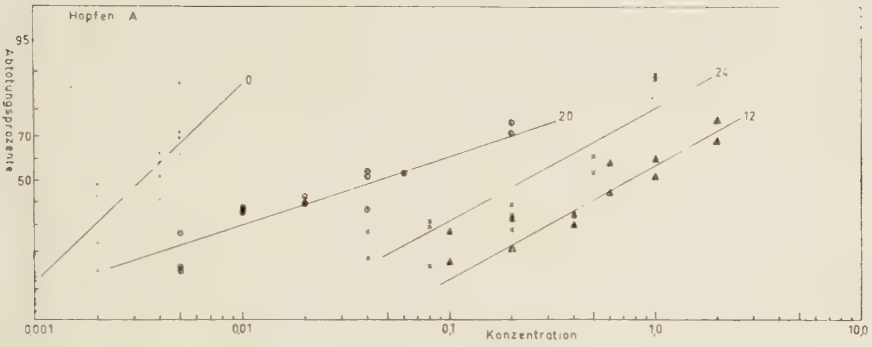
Die Hopfenstämme konnten nur bis zur 22. Generation geprüft werden. Nachdem sie in die LD_{50}-Lösung getaucht waren, gingen die Weibchen der 24. Generation beim Tauchen in die LD_{70}-Lösung ein. Eine LD-Bestimmung der in die LD_{50}-Lösung getauchten Stämme, die zunächst immer aufgehoben wurden bis das Tauchen gelang, zeigte, daß die Homogenität zugenommen hatte, so daß die LD_{70}-Konzentration zu hoch gewesen war. Die Ergebnisse sind Tabelle 4 und Abb. 8 zu entnehmen.

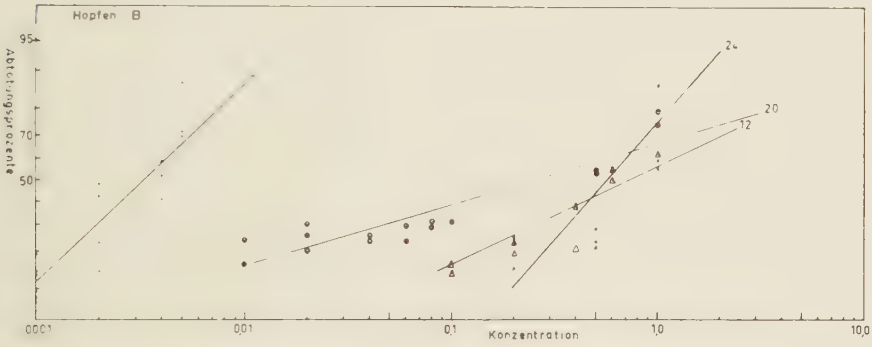
Eine Verschiebung der LD-Geraden auf der Abszisse nach rechts war bei allen Stämmen zu beobachten, d.h. in allen Fällen erhöhten sich die LD-Konzentrationen.

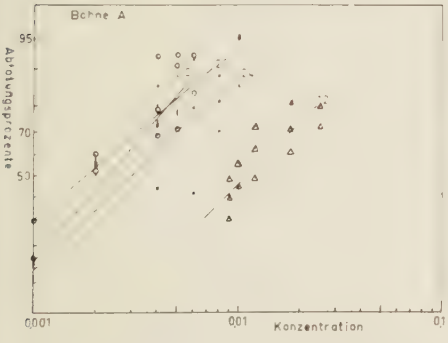
Gegenüber der ersten R-Entwicklung stieg die LD_{50} auf Bohnen langsamer, auf Mirabellen und Hopfen dagegen schneller an. Ihre Werte in der 24. Generation blieben auf der Bohne hinter denen der 4. Generation zurück, während sie auf der Mirabelle etwa der 8. Generation und auf dem Hopfen *(22. Generation)* nicht ganz der 12. Generation der ersten R-Entwicklung entsprachen.

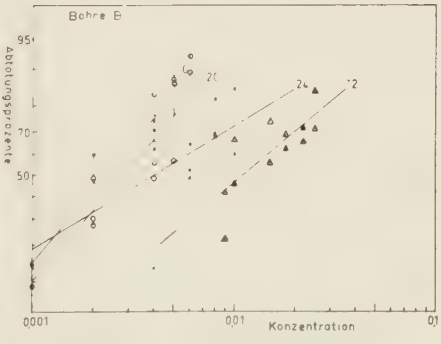
Das erneute Tauchen machte Bohnen- und Mirabellenstämme heterogener, wie das Absinken der b-Werte anzeigte. Dieser Vorgang vollzog sich auf

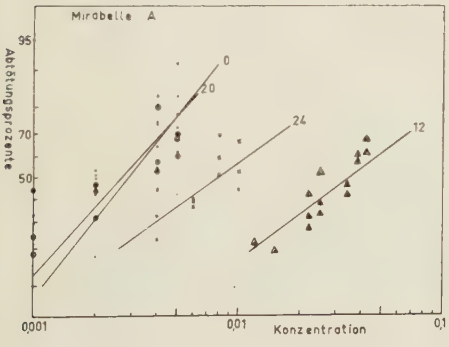
Abb. 8. LD-Geraden bei Resistenzentwicklung, Resistenzrückgang und erneuter R-Entwicklung auf verschiedenen Wirtspflanzen (vgl. Abb. 3). Die Zahlen an den Geraden bedeuten die Generationen. 0 = Ausgangswert, 12 = nach R-Entwicklung, 20 = nach R-Rückgang, 24 = nach erneuter R-Entwicklung. Abszisse = Konzentration; Ordinate = Abtötungsprozente

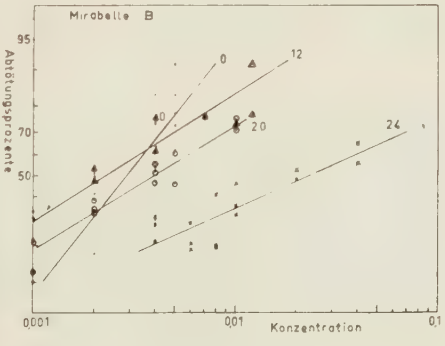

Hopfen A
Abtötungsprozente
95
70
50
0
20
24
12
0,001
0,01
0,1
1,0
10,0
Konzentration


Hopfen B
Abtötungsprozente
95
70
50
24
20
12
0,001
0,01
0,1
1,0
10,0
Konzentration


Bohne A
Abtötungsprozente
95
70
50
0,001
0,01
0,1
Konzentration


Bohne B
Abtötungsprozente
95
70
50
24
12
0,001
0,01
0,1
Konzentration


Mirabelle A
Abtötungsprozente
95
70
50
0
20
24
12
0,001
0,01
0,1
Konzentration


Mirabelle B
Abtötungsprozente
95
70
50
0
12
20
24
0,001
0,01
0,1
Konzentration

Bohnen und Mirabelle schneller als bei der ersten R-Entwicklung, wie einer Gegenüberstellung der Werte für die 4. und die 24. Generation leicht entnommen werden kann. Sie liegen für erstere höher als für letztere. Auf Hopfen dagegen wurde b etwas größer, dieser Stamm wurde also homogener.

VI. Die Eiablage auf drei Wirtspflanzen

Es lag nahe, der Frage nachzugehen, ob der ermittelte Unterschied in der R-Entwicklung auf den verschiedenen Wirtspflanzen mit einer verschieden starken Eiablage zusammenhing. So war es denkbar, daß auf Hopfen mehr Eier abgelegt wurden und damit bei der Giftbehandlung eine größere Auslesemöglichkeit bestand als etwa auf Bohnen. Für die Beantwortung dieser Frage wurden die Stämme von Bohnen, Mirabellen und Hopfen ausgewählt, weil auf ihnen ein geringer, ein mittlerer und ein hoher R-Grad erreicht worden war.

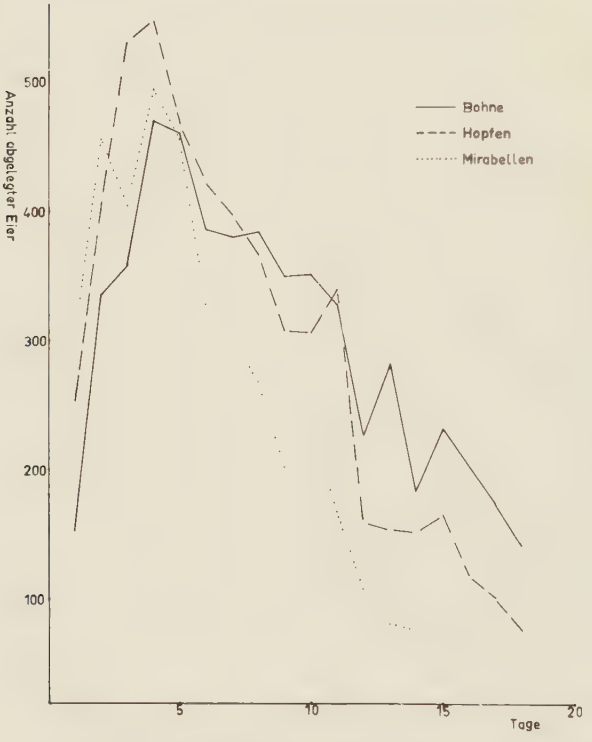


Abb. 9. Tägliche Eiablage von je 36 Weibchen unbehandelter Wirtspflanzenstämme auf Bohnen, Hopfen und Mirabelle, Dezember 1959

Aus drei unbehandelten Stämmen wurden im Dezember 1959 je 60 Teleochrysalis mittels eines japanischen Pinsels gesammelt und in einem Leimring auf abgeschnittene, frische Blätter der drei Pflanzenarten gesetzt, bis die Weibchen schlüpften. Auf die Unterseite der Blätter mehrerer Bohnen-, Hopfen- und Mirabellenpflanzen wurden *je* 12 Käfige nach DITTRICH (1959) geklebt und in jeden Käfig 3 frisch geschlüpfte Weibchen gesetzt. Dann wurden täglich die abgelegten Eier gezählt; außerdem wurde die Lebensdauer der Weibchen festgestellt. Aus den gefundenen Werten sind die Kurven der Abb. 9 und 10 gewonnen.

Die Gesamteiablage pro Weibchen in 18 Lebenstagen lag mit 191 bei Bohnen am höchsten, mit 163 bei Hopfen und am niedrigsten bei Mirabelle mit 139. Von besonderem Interesse war die Eiablage zwischen dem 3. und 5. Lebenstag, da dieses Alter für die Behandlung der Tiere gewählt worden war.

Die Kurven zeigten, daß in diesem Abschnitt die höchsten Eizahlen erreicht wurden. Im Gegensatz zur Gesamtzahl lagen in diesem Fall der Hopfen am höchsten, die Bohnen am niedrigsten. Eine varianzanalytische Auswertung brachte folgendes Ergebnis:

	FG	SAQ	S^2
Total	107	1 252,69	
1. Zwischen Pflanze	2	73,67	36,84
2. Zwischen Tagen	2	103,91	51,96
3. Wechselwirkung Tag × Pflanze	4	93,86	23,47
Rest	99	981,25	

Sie zeigt zunächst, daß die Eiablage am 3., 4. und 5. Tag auf jeder Wirtspflanze soweit einheitlich war, daß sich keine signifikanten Unterschiede innerhalb der 3 Tage ergaben (Wechselwirkung Pflanze × Tag). Man ist also berechtigt, die 3-Tage-Werte auf den 3 Pflanzenarten miteinander zu vergleichen. Hier ergab sich ein statistisch gesicherter Unterschied zwischen Hopfen einerseits, Bohnen und Mirabellen andererseits. Nicht in Übereinstimmung mit der Tendenz der Gesamteiablage war die Lebensdauer (Abb. 10) der Weibchen: bei Hopfen am längsten, bei Mirabellen am kürzesten.

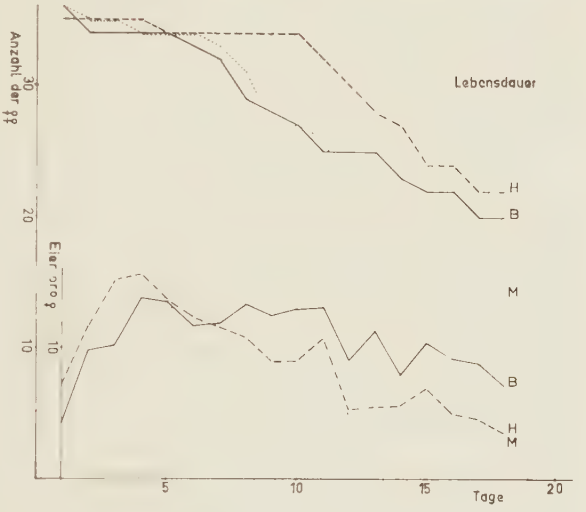


Abb. 10. Lebensdauer der Weibchen und Anzahl von Eiern je Tag und Weibchen unbehandelter Wirtspflanzenstämme auf Bohnen, Hopfen und Mirabelle, Dezember 1959

Auf Grund dieser Ergebnisse ist die unterschiedliche R-Entwicklung auf den verschiedenen Wirtspflanzen vermutlich nicht auf die verschiedene Eiablage zurückzuführen.

VII. Diskussion

Viele Autoren bezeichnen jede Widerstandsfähigkeit gegen ein Gift als Giftresistenz. Hoskins und Gordon (1956) dagegen wollen in der *natürlichen* Widerstandsfähigkeit eine Toleranz sehen, die jeder Organismus bis zu einem gewissen Grad gegen chemische Mittel aufweist. Höchste Widerstandsfähigkeit von Tieren, die entweder besser ernährt wurden oder extreme Bedingungen unter Ausschluß spezieller Gifte überlebten (z.B. Cross-Resistance)

nennen sie *„vigor tolerance"*. Von *Cross-Resistance* sprechen sie, wenn ein mit einem Insektizid behandelter Stamm einem neuen Insektizid ausgesetzt wird. Dann wird bei Zunahme der LD_{50} sich die Lage der LD-Geraden verändern, und zwar flacher verlaufen bei chemischer Verwandtschaft beider Insektizide, steiler bei Nichtverwandtschaft. Unter *Giftresistenz* einer Population dagegen verstehen sie „Resistance denotes the added ability to withstand an insecticide acquired by breeding from those individuals which survive exposures to that particular toxicant insufficient to wipe out the whole colony". Als *Super-Resistance* bezeichnen Lindgren u. a. (1941, 45) und Yust u. a. (1951) einen Stamm mit einer hohen LD_{50}-Konzentration und einer steiler gewordenen LD-Geraden.

„Vigor tolerance" und R-Entwicklung können zusammenwirken, indem erstere bei den schwächeren Konzentrationen die Selektionierung stärker beeinflußt, dann aber im Bereich der stärkeren Konzentrationen bzw. bei resistenteren Tieren durch die Resistenz überdeckt wird (Hoskins und Gordon). Möglicherweise ist in meinen Versuchen das abweichende Verhalten auf Nelke „A" und Mirabelle „A" in Abb. 3 auf diese Weise zu erklären. Auf ihnen änderte b sich bis zur 8. Generation nicht nennenswert. Darin hat sich wahrscheinlich die bessere Nahrung auf neuen Pflanzentrieben ausgewirkt.

Die allgemeine Auffassung geht dahin, daß sich die LD-Geraden bei der R-Entwicklung nach rechts verschieben, d. h. die Konzentration der LD_{50} zunimmt, und gleichzeitig flacher werden, d. h. der Winkel b kleiner wird. Abweichende Ergebnisse geben als einzige Hansen (1958) und Watson (1956) an, deren Versuch genau umgekehrte Ergebnisse für b ergab.

Die von mir beobachtete, in Abb. 4 dargestellte *R-Entwicklung* stimmt mit den Feststellungen anderer Autoren überein. Ihr Verlauf innerhalb von 12 Generationen ist jedoch auf den *5 Wirtspflanzenarten unterschiedlich*. Der Unterschied zeigt sich in 3 wichtigen Punkten:

1. *im Winkel b* als Ausdruck der Heterogenität. Der Taubnesselstamm erreichte eine sehr große Heterogenität, der Hopfenstamm eine etwas geringere, während Mirabellen- und Bohnenstamm der normalen Ausgangspopulation gegenüber nur wenig verändert waren.

2. *in der Lage der LD-Geraden*, deren Verschiebung nach rechts eine Erhöhung der Dosis letalis bedeutet. Der Hopfenstamm erreichte den höchsten R-Grad mit einer LD_{50}-Konzentration von 0,73 % TEPP, während der Bohnenstamm wiederum nur den verhältnismäßig geringen Anstieg auf 0,011 % TEPP zeigte. Beim Taubnesselstamm stieg die LD_{50}-Konzentration nicht so hoch wie beim Hopfenstamm, obwohl b sich am stärksten änderte und auf den niedrigsten Wert absank.

3. *in der Geschwindigkeit der Verschiebung der LD-Geraden* und damit der R-Entwicklung. Während die R-Entwicklung beim Bohnenstamm zunächst schnell, dann langsam zunahm, verhielt sich der Taubnesselstamm umgekehrt. Beim Hopfenstamm stieg sie mehr oder weniger gleichmäßig an. Die Frage muß vorerst offen bleiben, ob bei beliebig langer Fortsetzung der Behandlung die Unterschiede in den erreichten Endwerten erhalten geblieben wären oder schließlich der gleiche R-Grad erreicht worden wäre und damit die Geschwindigkeit das wesentliche Unterscheidungsmerkmal sein würde. Ich vermute ersteres.

So kann man wohl aus den oben erwähnten 3 Punkten entnehmen, daß jeder Vorgang selbständig und unabhängig von den beiden anderen, anderer-

seits aber auch in wechselseitiger Beziehung mit dem einen oder den beiden anderen stehen kann.

Zunächst erhebt sich die Frage, ob diese Unterschiede *zufällig* sind oder ob sie tatsächlich auf einen Einfluß der *Wirtspflanze* zurückzuführen sind.

Varzandeh (1954) hat gezeigt, daß unterschiedliche Ergebnisse auf Ungleichheit des Ausgangsmaterials zurückgehen können und deshalb die entscheidende Bedeutung gleichen Ausgangsmaterials betont. Um dieser Forderung Rechnung zu tragen, wurde in meinen Versuchen das Ausgangsmaterial für die 5 Wirtspflanzenstämme einer Milbenzucht entnommen, die vorher lange Zeit auf Bohnen gehalten worden waren und in deren Population deshalb eine gleichmäßige Genverteilung vorausgesetzt werden konnte. Um eine möglichst gleich große Heterogenität der 5 Stämme zu gewährleisten, wurde aus dieser Milbenzucht für jeden Stamm die gleiche Anzahl (2000) Weibchen von verschiedenen Blättern der Bohnenpflanzen übertragen. Man darf annehmen, daß die R-Genverteilung deshalb bei allen Stämmen weitgehend übereinstimmt, was durch die mit einer Ausnahme gleichsinnigen Ergebnisse der jeweiligen Wiederholungen bestätigt wird. Das rechtfertigt den Schluß, daß die unterschiedliche R-Entwicklung nicht auf ungleiches Ausgangsmaterial zurückzuführen ist. Denkbar wäre noch, daß sich das Gift nur unter dem Einfluß der Wirtspflanzen unterschiedlich auswirkte. Dann könnte die *Art des Giftes* bei der Abtötung eine bedeutende Rolle spielen. Viele Autoren berichten über verschiedene R-Grade bei Anwendung unterschiedlicher Gifte (Gilbert u.a. [1953], Grayson [1951] u.v.a.). Bei „cross resistance" zeigte sich erhöhte Resistenz gegenüber verwandten, durch „vigor tolerance" gegenüber nicht verwandten Giften (Wilson u.a. 1948, 1953; March u.a. 1949; und Grayson 1954). Da ich ausschließlich TEPP verwendet habe, das nur als Kontaktinsektizid wirkt, ohne Rückstand in der Pflanze zu hinterlassen, und ich außerdem die LD immer auf der gleichen Wirtspflanzenart (Bohne) geprüft habe, kann ein unmittelbarer Einfluß der Wirtspflanze auf die Giftwirkung ausgeschlossen und muß ein solcher auf die R-Entwicklung angenommen werden. Das wirft die Frage auf, wie dieser Einfluß zustande kommen kann.

Denkbar wäre zunächst, daß die Ursache des unterschiedlichen Verlaufs der R-Entwicklung in einer *natürlichen Vor-Selektionierung* durch die Pflanze vor der Behandlung mit dem Gift liegt. Etwa 6 Generationen nach dem Umsetzen der Milben von Bohnen auf die 5 verschiedenen Wirtspflanzen, die als unbehandelte Kontrollen dauernd erhalten wurden, zeigten sich zwar geringe Veränderungen in der Heterogenität der Stämme sowie minimale Unterschiede in den LD_{50}-Konzentrationen. Diese nahmen aber in den folgenden 6 Monaten kaum mehr zu. Sie waren auch keineswegs gleichsinnig mit den Unterschieden der R-Entwicklung. Einer anfänglichen Heterogenität z.B. beim Nelkenstamm von b = 2,66 und beim Taubnesselstamm von b = 3,03 (LD_{50} = 0,0032 bzw. 0,0027) entsprachen nach R-Entwicklung durch 12 Generationen b-Werte von 1,55 bzw. 1,10. Demnach kann offensichtlich eine unterschiedliche Anfangsheterogenität nicht die Ursache des unterschiedlichen Verlaufs der R-Entwicklung gewesen sein.

Weiterhin könnte ein Zusammenhang zwischen der unterschiedlichen R-Entwicklung und einer *verschieden großen Nachkommenschaft* auf den einzelnen Wirtspflanzen bestehen, die eine unterschiedliche Auslese ermöglichen könnte. Die Versuche in dieser Richtung ließen einen gewissen Unter-

schied erkennen; zwischen dem 3. und 5. Lebenstag wurden auf Hopfen signifikant mehr Eier als auf Bohnen und Mirabellen abgelegt. Die Gesamtzahl der abgelegten Eier differierte allerdings nicht wesentlich voneinander. Dabei ist aber zu bedenken, daß die Prüfung nur mit anfälligen Stämmen vorgenommen worden ist. Es ist durchaus denkbar, daß die Differenz bei schwach oder schon stärker resistenten größer gewesen wäre. Aus der Literatur ist bekannt, daß die Zahl der abgelegten Eier von der Beschaffenheit der Nahrungspflanze abhängt. Für diese wiederum sind Blattalter sowie Düngungszustand des Bodens (Fritzsche u. a., 1957) und klimatische Verhältnisse, unter denen sie aufgewachsen sind, bestimmend. Da ich in allen Versuchen mit Blättern etwa gleichen Alters gearbeitet und die Pflanzen unter fast gleichen Bedingungen aufgezogen habe, können diese Faktoren vernachlässigt und die Unterschiede auf die Pflanzenarten zurückgeführt werden.

Von Bedeutung für die unterschiedliche R-Entwicklung könnte auch eine einseitige *Begünstigung*, sei es der mehr oder weniger resistenten Individuen durch Hopfen- und Taubnesselernährung, sei es der anfälligen durch Mirabellen-, Bohnen- und Nelkenernährung, sein. Damit würde neben und unabhängig von dem Faktor Gift ein zusätzlicher Auslesefaktor wirksam werden, indem schon die Verwirklichung einer der beiden Begünstigungen genügen würde. So ließ eine Eiablageuntersuchung auf Bohnen durch Dittrich (1961) eine Begünstigung der anfälligen gegenüber den resistenten feststellen. Ob die Resistenten gegenüber den Anfälligen auf Hopfen begünstigt werden, ist nicht untersucht worden, jedoch können die Ergebnisse beim R-Rückgang in diesem Sinne gedeutet werden. Deshalb erscheint mir gerade die Hypothese der unterschiedlichen Begünstigung von resistenten bzw. anfälligen Tieren auf verschiedenen Wirtspflanzen besonders wahrscheinlich.

Schließlich könnte auch die Giftwirkung durch die Wirtspflanze derart beeinflußt werden, daß die resistenten Typen auf Hopfen *weniger geschädigt* werden als auf Bohnen und Mirabelle. Unter diesem Gesichtspunkt ist das Augenmerk vor allem auf die Tiere zu richten, die eine Behandlung überlebten.

Maas (1959) und Meltzer (1959) geben an, daß behandelte Weibchen von *T. telarius L.* unter Gifteinwirkung weniger Eier ablegten als unbehandelte. Ersterer stellte außerdem fest, daß sich manche von behandelten Weibchen abgelegte Eier nicht entwickelten. Auch in meinen Versuchen war die Nachkommenschaft nach Behandlung so gering, daß ich zwischen zwei Behandlungen jeweils eine Generation unbehandelt lassen mußte.

Hier könnte die Nahrung von wesentlicher Bedeutung sein. Die überlebenden und mithin resistenteren Weibchen könnten nach Hopfen-Ernährung einen höheren Prozentsatz fruchtbarer Eier ablegen als nach Mirabellen- oder Bohnenernährung. Dadurch könnten im Hopfenstamm mehr R-Gene erhalten bleiben als im Mirabellenstamm. Eine genaue Untersuchung des Einflusses der Wirtspflanze auf die Giftwirkung könnte deshalb zur Klärung der Ursache unterschiedlicher R-Entwicklung beitragen.

Wie der anomale Verlauf der R-Entwicklung bei Mirabelle B zu deuten ist, muß dahingestellt bleiben. Ein methodischer Fehler scheint ausgeschlossen, und da auf ihr auch beim R-Rückgang abweichendes Verhalten zu beobachten war, so scheint mir gerade die Mirabelle darauf hinzuweisen,

wie stark die Wirtspflanze — in Verbindung mit anderen Faktoren — die R-Entwicklung beeinflussen kann.

Wenden wir uns nunmehr dem Phänomen des *R-Rückganges* zu. Es ist in der Literatur bereits vielfach beschrieben worden (KING 1950, BABERS 1953, PIMENTAL u. a. 1951, 53 u. v. a.). PIMENTAL u. a. (1951) stellten fest, daß DDT-resistente Tiere von *Musca domestica* L. einen hoch signifikant längeren Lebenszyklus hatten als normale. NORTON (1953) wies eine längere Larvenzeit bei resistenten als bei normalen nach. Nach GRAYSON (1953) ist die Nachkommenschaft von DDT-resistenter *Blattela germanica* L. signifikant geringer als von unbehandelter; nach BHC-Behandlung konnte er einen solchen Unterschied nicht feststellen. Länge und Breite der leeren Eier von *Blattela germanica* nach 7 Generationen sind nach demselben Autor (1951) bei DDT-behandelten signifikant kleiner als bei unbehandelten Tieren. 1954 berichtete er über hoch signifikante Unterschiede in dem Ei- und Tiergewicht und in der Zahl der Nachkommenschaft zwischen anfälligen und resistenten *B. germanica*. MAELZER u. a. (1953) beobachteten, daß Kreuzungen zwischen hoch resistenten Fliegen von dem „Multy X strain" in der F_1 stets wenige Nachkommen ergaben; kein Stamm konnte länger als 3 Generationen lang gezüchtet werden. LICHTWARDT u. a. (1955) gaben an, daß Inzucht von hoch DDT-resistenten Fliegen zum Eingehen des Stammes führte, daß aber auf höhere Vitalität selektionierte R-Fliegen in der F_1 eine größere Nachkommenschaft hatten (1955). Auch nach BARBESGAARD u. a. (1955) waren die resistenteren Genotypen bei *M. domestica* L. weniger fruchtbar; viele blieben sogar ohne Nachkommenschaft. MATHER u. a. (1949) und CROW (1952) vermuten als Folge von Auslese bis zu dem höchsten R-Grad so geringe Fruchtbarkeit, daß eine Fortpflanzung unmöglich ist.

LINKE (1953) und KREMER (1956) zeigten, daß bei hohen Temperaturen der Lebenszyklus von Milben *(T. althaeae* und *B. praetiosa)* kürzer ist.

In meinen Versuchen ging die LD_{50} resistenter Stämme in 8—12 Generationen auf etwa $^1/_5$ (bei Hopfen) bis auf $^1/_{200}$ (bei Mirabelle) zurück. Bei 30° C war die LD_{50}-Konzentration kleiner als bei 20° C (Tab. 3 C—D). Die rasche Generationenfolge bei 30° C führte demnach zu schnellerem Resistenzrückgang. Alle diese Beobachtungen rechtfertigen den Schluß, daß anfällige und resistente Milben sich in der Zahl ihrer Nachkommenschaft und in ihrem Lebenszyklus voneinander unterscheiden und daß darauf die beiden Phasen im R-Rückgang zurückzuführen sind. Das stimmt mit der Auffassung von MCKENZIE und HOSKINS (1954) überein. Sie wollen den R-Rückgang dadurch erklären, daß die anfälligen Larven von *M. domestica* L. sich normalerweise schneller entwickeln und dadurch ihre Zahl im Laufe der Zeit die der langsamer sich entwickelnden resistenten Larven übertrifft.

Der R-Rückgang erwies sich nun ähnlich wie die R-Entwicklung als *wirtspflanzenabhängig*. Das zeigte sich eindeutig bei dem Versuch mit dem einheitlichen R-Ausgangsstamm, der auf verschiedene Wirtspflanzenarten gebracht wurde. Hier stimmten die — unter etwas abgeänderten Bedingungen stehenden — beiden Parallelversuche (C, D) überein (Abb. 6). Es zeigte sich sogar eine Übereinstimmung mit den Versuchen zur R-Entwicklung, d. h. einer raschen R-Entwicklung entsprach meist ein langsamer Rückgang und umgekehrt. Auf Hopfen, der die R-Entwicklung am stärksten begünstigt hatte, war der Rückgang langsam, auf Bohne und Mirabelle dagegen, auf

denen die R-Entwicklung meist sehr langsam lief, verlief der Rückgang schnell. Die Taubnessel nahm eine Mittelstellung ein.

Diese Befunde lassen sich im gleichen Sinne deuten wie bei der R-Entwicklung. Auf Hopfen wurden die resistenten gegenüber den anfälligen Tieren gefördert, wodurch der R-Rückgang verlangsamt wurde, auf Bohne und Mirabelle umgekehrt die anfälligen gegenüber den resistenten, so daß es zu einem raschen R-Rückgang kam. Der auffallend starke Rückgang auf Mirabelle könnte eine Folge besonders starker Förderung der anfälligen sein, eine Wirkung, die vielleicht unter besonderen Bedingungen verstärkt wird. So ließe sich der anomale Fall von Mirabelle B erklären, auf der bei der R-Entwicklung trotz Spritzens in der 8. Generation plötzlich höhere Anfälligkeit als am Anfang zu beobachten war.

Im Gegensatz zu diesen Befunden war der R-Rückgang bei den selbstgezüchteten Wirtspflanzenstämmen uneinheitlicher, indem die jeweiligen Parallelversuche teilweise nicht übereinstimmten. Nur auf der Bohne war der Rückgang in beiden Versuchsreihen einheitlich schnell. Auf dem Hopfen dagegen verlief er in der einen Reihe langsam, in der anderen schnell, auf der Mirabelle in der einen schnell, während die andere sogar eine nicht deutbare Zunahme zeigte. Diese geringe Einheitlichkeit der Ergebnisse mag damit zusammenhängen, daß die Wirtspflanzenstämme durch die Auslese auf den Wirtspflanzen während der R-Entwicklung genetisch so verschieden voneinander geworden sind, daß beim R-Rückgang der Wirtspflanzeneinfluß teilweise durch andere Einflüsse überdeckt worden ist.

Von besonderem Interesse ist die Änderung der *Heterogenität* beim R-Rückgang, und zwar in Abhängigkeit einmal vom Ausgangsresistenzgrad, zum anderen von der Wirtspflanze. Diese Abhängigkeit von ersterem zeigt sich darin, daß bei hoher Ausgangsresistenz der Winkel b fast durchweg — Ausnahme Mirabelle D — kleiner wurde. Die Heterogenität nahm also während des R-Rückganges zu. Bei mittlerer Ausgangsresistenz (Wirtspflanzenstämme auf Bohne E, F und Mirabelle E) wurde die Heterogenität geringer; b lag zwischen dem des anfälligen Ausgangsstammes und dem des resistenten Stammes (vgl. Tab. 2, A_0 — 12. Gen.).

Vermutlich ist diese verschiedenartige Änderung des Winkels b typisch für den Verlauf des R-Rückganges, so daß man zwei Phasen desselben unterscheiden kann: eine erste Phase, mit hoher Ausgangsresistenz, während der die Heterogenität zunimmt, und eine zweite Phase mit geringerer Ausgangsresistenz, deren LD_{50} sich dem anfälligen Stamm nähert, während der die Heterogenität abnimmt. Für die erste Phase schlage ich die Bezeichnung Heteroresistenz vor. Eine Population, die sich in ihr befindet, ist heteroresistent. Die zweite Phase sei Retroresistenz genannt. Abbildung 11 veranschaulicht beide Phänomene.

Als *heteroresistent* bezeichne ich demnach einen nicht mehr behandelten, resistenten Stamm, solange die LD_{50}-Konzentration ab- und seine Heterogenität zunimmt. Beginnt die Heterogenität bei weiterem Rückgang der LD_{50}-Konzentration abzunehmen, so wird er als *retroresistent* bezeichnet, bis ein Zustand erreicht ist, in dem sowohl die Heterogenität als auch die LD_{50} konstant bleiben. Der Stamm ist dann als anfällig zu bezeichnen.

Den gesamten Verlauf des R-Rückganges über beide Phasen hin zeigte der resistente Ausgangsstamm auf Mirabelle (C und D): In der 3. Generation des R-Rückganges war der Stamm heteroresistent (LD_{50} = 0,11; b = 0,95), in

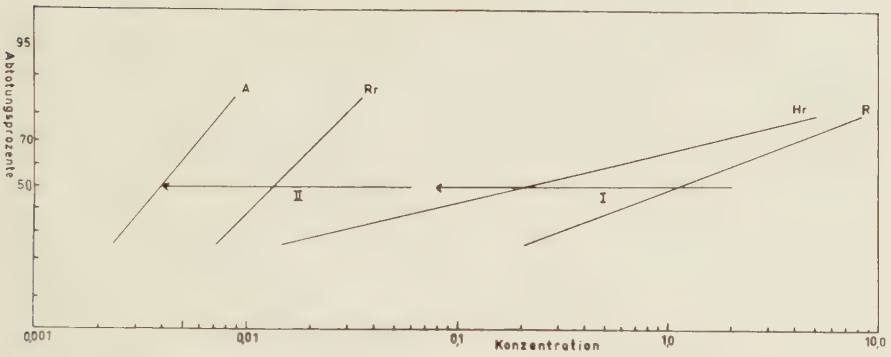


Abb. 11. Schematische Darstellung einer R-Entwicklung und eines R-Rückganges. A = anfälliger Stamm, R = resistenter, Hr = heteroresistenter, Rr = retroresistenter Stamm. I = heteroresistente Phase, II = retroresistente Phase des Resistenzrückganges.

der 7. (C) und 11. (D) retroresistent (LD_{50} = 0,015 bzw. 0,0055; b = 1,48 bzw. 1,72).

Mit den Begriffen Heteroresistenz und Retroresistenz wird zugleich deutlich, daß der Resistenzrückgang keineswegs durch die LD_{50} allein ausreichend gekennzeichnet ist. Ein Stamm kann nach dem R-Rückgang zwar die gleiche LD_{50} wie der Ausgangsstamm vor der R-Entwicklung zeigen; seine Heterogenität kann aber anderen b-Wert haben. Zur Charakterisierung eines Stammes, insbesondere eines Stammes, der einmal unter Gifteinfluß gestanden hat, muß also sowohl der LD_{50}- als auch der b-Wert angegeben werden.

Die Wirtspflanzenabhängigkeit der Heterogenität während des R-Rückganges ist an dem Verhalten des R-Stammes auf den verschiedenen Wirtspflanzenarten zu erkennen, auf denen seine Ausgangsresistenz gleich war. Auf Bohne nimmt b nur langsam (Tabelle 3), auf Hopfen extrem schnell und stark ab; auf ihm wurden Werte von 0,86 (C) bzw. 0,37 (D) erreicht gegenüber 1,23 (C) bzw. 0,83 (D) auf Bohne.

In die gleiche Richtung weisen die Versuche mit den Wirtspflanzenstämmen (Tabelle 4): Auf Hopfen E und F nimmt b stark ab, auf Mirabelle E bei immerhin mittlerem R-Grad dagegen zu. Die Werte auf Bohne lassen sich in diesem Zusammenhang wegen des viel geringeren Ausgangsresistenzgrades nicht verwerten. Diese Abhängigkeit der Heterogenitätszu- bzw. -abnahme von der Wirtspflanze kann wiederum im Sinne der früheren Hypothese gedeutet werden, ja sie scheint eine starke Stütze für sie zu sein: wenn eine resistente Population unbehandelt bleibt, so entstehen zwangsläufig Aufspaltungen, es müssen anfälligere Individuen auftreten. Werden diese im Vergleich zu den resistenteren auf einer Wirtspflanze gefördert, so werden die resistenteren ziemlich rasch verschwinden und damit die Heterogenität nicht zu-, eher abnehmen. Werden dagegen durch eine Wirtspflanze (Hopfen) gerade die resistenteren Formen im Vergleich zu den anfälligeren gefördert, so ergibt sich die breite Skala der durch Aufspaltungen anfälligeren und der durch die Wirtspflanze geförderten und damit erhaltenbleibenden resistenteren Typen; die Heterogenität nimmt also zu und kann die beschriebenen Extremwerte erreichen.

Bei den Beobachtungen von Smith u. a. (1951), in denen sich die Resistenz von Milben bei einem Wirtspflanzenwechsel nicht änderte, kann es sich nach

meiner Meinung nur um einen Stamm handeln, der bei einer relativ niedrigen Konzentration homogen geworden war; denn bei einem heterogenen Stamm müßte nach meinen Ergebnissen die Resistenz nach längerer Zeit zurückgehen. Leider machen die Autoren keinerlei Angaben über den Winkel b.

Zu klären bleibt noch, ob die beobachtete Heterogenität wirklich erblich bedingt ist oder im Zusammenhang mit den hohen Giftdosen nur methodisch verursacht ist. Man könnte z. B. annehmen, daß hoch resistente Tiere unter bestimmten Bedingungen doch abgetötet werden, z. B. wenn das Gift an bestimmte, vielleicht an sich schwer zugängliche Stellen gelangt, an denen der Abwehrmechanismus versagt. Solche Bedingungen könnten nicht gleichmäßig bei allen Tieren, sondern nur bei einzelnen realisiert sein. Das könnte zu einer großen Heterogenität führen. Gegen diese Möglichkeit spricht die erneute R-Entwicklung auf Hopfen (H Gen. 24. Abb. 8). Hier ging die Heterogenität zurück, b bekam bei hoher Giftkonzentration einen verhältnismäßig hohen Wert, anfällige und also auch „zufällig" anfällige Tiere gab es trotz der hohen Konzentration nicht. Anfälligkeit als Folge von besonderen Applikationsbedingungen machte sich hier nicht bemerkbar. Trotzdem mag es eine solche geben, die dann zur Verstärkung der erblich bedingten Heterogenität führt.

Es erhebt sich die Frage, warum die nicht mehr behandelten hoch resistenten Stämme so lange heteroresistent geblieben sind und wann sie retroresistent werden.

Der bei ca. 24° C gehaltene ursprüngliche R-Stamm auf Bohnen (Kontrolle, Abb. 3, rechts) blieb — solange er nicht behandelt wurde — heteroresistent für ca. 36 Generationen (von Januar 1959 bis August 1959). Als die 8 Wirtspflanzenstämme in den Versuchen C und D (Kap. IV, Tabelle 3) aus ihm entstanden, blieb die Heteroresistenz weiterhin bis zur 11. Generation erhalten. Nur die Mirabellenstämme gingen bereits zwischen der 3. und 7. Generation in den Zustand der Retroresistenz über.

Der unbehandelte R-Stamm blieb also heteroresistent, solange er noch heterozygote R-Milben hatte. Erst nachdem diese unter irgendwelchen für sie ungünstigen Einflüssen durch giftsensible Milben ersetzt waren, nahm die Heterogenität ab, der Stamm wurde retroresistent. In diesem Fall haben also die Mirabellen die anfälligen Milben begünstigt und so den Übergang herbeigeführt.

Die Angaben von Tattersfield (1953), Barbesgaard u. a. (1955), Pimental (1951, 53) u. a., daß unbehandelte R-Stämme erneut anfällig werden, sind nun hier für *T. urticae* Koch bestätigt. Wenn Lindgren (1945), Crow (1954), Lichtwardt u. a. (1955), bei ihren Stämmen diese Erscheinung nicht beobachtet haben, so könnte es sich in diesen Fällen um hochresistent homogen werdende Stämme handeln, die lange Zeit benötigen, um heteroresistent bzw. retroresistent zu werden.

Die *erneute Resistenzentwicklung* war in meinen Versuchen sehr uneinheitlich. Das hängt mit den unterschiedlichen Ausgangswerten der 20. Generation zusammen. Trotzdem ist eine Tendenz unverkennbar. Bei Bohnen und Mirabellen, die sich im Rr-Zustand befanden, nahm bei erneuter Behandlung die Heterogenität zu, bei Hopfen im Hr-Zustand dagegen ab. Im Rr-Zustand entspricht demnach die Population etwa der Ausgangspopulation: mit der Resistenzzunahme ist eine Steigerung der Heterogenität verbunden. Erneute Spritzung einer Hr-Population kann dagegen zu einem ganz neuen Status

führen: die anfälligen Typen werden so stark zurückgedrängt, daß die Population homogener, und zwar im resistenten Bereich wird, d.h. daß mehr und mehr der Status der „Super-Resistance" erreicht wird. Von besonderem Interesse ist in diesem Zusammenhang der Vergleich der LD-Geraden für die 12. und 24. Generation auf Hopfen B (Abb. 8). Während am Ende der ersten R-Entwicklung (12. Generation) bei hoher Heterogenität anfälligere und sehr resistente Formen in der Population vorkommen, sind am Ende der zweiten R-Entwicklung (24. Generation) diese Formen weggefallen; gleichzeitig ist die LD_{50}-Konzentration niedriger als bei der 12. Generation.

Damit ist ein Status erreicht worden (oder die Population ist auf dem Wege dazu), der durch Homogenität und hohe, aber nicht extreme Resistenz gekennzeichnet ist. Vielleicht ist diese Super-Resistance mit hohem, aber nicht extrem hohem LD_{50}-Wert leichter oder sogar ausschließlich erreichbar, da bei extrem hohem R-Grad die Vitalität insbesondere homozygoter Tiere zu gering ist. Möglicherweise hatte für die Erreichung dieser Super-Resistance das Aussetzen der Spritzung von der 12. bis zur 20. Generation besondere Bedeutung.

Beobachtungen der *Praxis,* daß Giftresistenz von Spinnmilben sich auf einigen Pflanzenarten schneller entwickelt als auf anderen, sind nach meinen Untersuchungen durchaus erklärlich. Freilich darf nicht vergessen werden, daß in der Praxis neben dem unmittelbaren Wirtspflanzeneinfluß auch verschiedene Behandlungsweisen zu unterschiedlicher R-Entwicklung beitragen können. Auch spielen Außenbedingungen bei der Wirksamkeit des Giftes, bei der Generationenzahl der Population und für das optimale Gedeihen der Pflanze eine wesentliche Rolle. Wie weit meine Ergebnisse mit TEPP verallgemeinert werden können, muß vorerst offen bleiben. Mir scheint es fraglich, ob der Wirtspflanzeneinfluß bei *verschiedenen* Giften gleichartig ist. Deshalb halte ich es für sinnvoll, die fördernde bzw. hemmende Wirkung der Wirtspflanzen bei verschiedenen Giften zu prüfen. Jedenfalls ist die Anwendung von TEPP gegen Milben auf Hopfen nicht zu empfehlen, wohl aber auf Mirabellen oder Bohnen.

Treten in einem Bestand auf Kulturpflanzen Milben auf, so können diese gleichzeitig auch die hier vorkommenden Unkräuter befallen. Es wird dann zu einem Austausch zwischen den Populationen kommen. Dabei fragt es sich, welche Bedeutung dieser Austausch für die Entstehung der Resistenz, für ihre Erhaltung und für ihren Rückgang hat. Für den Hopfenbau kann die beobachtete Erscheinung, daß sowohl Hopfen als auch *Lamium album* die Resistenzentwicklung sowie -erhaltung begünstigen, ausgesprochen nachteilig sein: denn resistente, vom Hopfen stammende Populationen, die nach der Überwinterung im Frühjahr *Lamium*-Arten besiedeln, werden hier ihre Resistenz auch ohne Spritzung erhalten, so daß die Neubesiedlung des Hopfens im Verlauf der Vegetationsperiode gleich mit resistenten Tieren erfolgt. Dies setzt allerdings voraus, daß resistente Tiere im gleichen Ausmaß überwintern wie anfällige.

Werden Pflanzenbestände regelmäßig behandelt, so kann die Population zwischen den einzelnen Spritzungen, je nach deren zeitlichem Abstand, einen unterschiedlichen R-Zustand erreichen; sie kann hetero- oder retroresistent werden. Der Abstand zwischen den Spritzungen kann demnach über die Geschwindigkeit der gesamten R-Entwicklung entscheiden. Insbesondere kann ein vorübergehendes Aussetzen der Spritzungen möglicherweise die Entste-

hung der Super-Resistance begünstigen. Sollte diese Vermutung sich bestätigen, so ergäben sich für die Praxis der Spritzungen wichtige Hinweise.

Zusammenfassung

Es wurde geprüft, ob Resistenzentwicklung und Resistenzrückgang von *Tetranychus urticae* Koch auf verschiedenen Wirtspflanzenarten unterschiedlich verläuft. Zu den Untersuchungen wurden, ausgehend von einer Systox-empfindlichen Hauptzucht auf Bohnen, 5 Wirtspflanzenstämme auf Bohne, Hopfen, Mirabelle, Nelke und Taubnessel herangezogen. Ihre Resistenzentwicklung wurde über 12 Generationen verfolgt, indem jede zweite Generation in eine TEPP-Konzentration, die der LD_{50} bzw. LD_{70} beim Spritzen entsprach, getaucht wurde. Nach Übertragung von Weibchen auf primäre Bohnenblätter wurden die LD-Geraden mit der Spritzmethode bestimmt und der Winkel b als Ausdruck der Homo- bzw. Heterogenität der Population nach der Methode von Finney errechnet. In ähnlicher Weise wurde der Resistenzrückgang eines unbehandelt bleibenden resistenten Ausgangsstammes über 11 Generationen verfolgt.

Die *Resistenzentwicklung* war sowohl nach Ausmaß als auch nach Geschwindigkeit auf den Wirtspflanzenarten unterschiedlich. Die LD_{50} des Bohnenstammes stieg von 0,0023 auf 0,011 %, des Nelkenstammes von 0,0032 auf 0,02, des Mirabellenstammes von 0,0029 auf 0,035, des Taubnesselstammes von 0,0027 auf 0,145, des Hopfenstammes von 0,0033 auf 0,73 % TEPP. Auch die Heterogenität, ausgedrückt durch den Winkel b, änderte sich unterschiedlich. Sie stieg auf Taubnessel von 3,03 auf 1,09, auf Hopfen von 2,38 auf 1,22, auf Nelken von 2,66 auf 1,55, auf Bohnen von 3,04 auf 2,09, auf Mirabelle von 2,96 auf 2,20 an.

Ebenso wie die Resistenzentwicklung war auch der *Resistenzrückgang* durch die Wirtspflanzenart bestimmt. Die LD_{50} ging von 1,2 % beim Hopfenstamm auf 0,27 %, beim Taubnesselstamm auf 0,026 %, beim Mirabellenstamm auf 0,0055 % zurück. Entsprechend nahm die Heterogenität zu, und zwar von $b = 1{,}66$ beim Hopfenstamm auf 0,37, beim Taubnesselstamm auf 0,85 und beim Bohnenstamm auf 0,83. Der Mirabellenstamm verhielt sich insofern abweichend, als die Heterogenität bis zur 3. Generation auf 0,95 anstieg und dann erst bis zur 11. Generation auf 1,72 zurückging.

Im Verlauf des R-Rückganges ließen sich 2 Phasen unterscheiden. In der ersten Phase wurde die Heterogenität größer, in der zweiten, wenn sich die LD_{50} dem Ausgangswert näherte, kleiner. Bei erneuter Behandlung nach Resistenzrückgang entwickelte sich die Resistenz teils langsamer (Bohne), teils schneller (Mirabelle) als bei der ersten Resistenzentwicklung, wobei der Heterogenitätsgrad bestimmend ist. Der Hopfenstamm zeigte Anzeichen von Superresistenz.

Kein deutlicher Zusammenhang war zwischen R-Entwicklung bzw. Rückgang und Zahl der Eier zu erkennen, die von den Weibchen Systox-empfindlicher Bohnen-, Hopfen- und Mirabellenstämme abgelegt wurden.

Als *heteroresistent* wird ein nicht mehr behandelter Stamm bezeichnet, solange die LD_{50}-Konzentration ab- und seine Heterogenität zunimmt. Beginnt die Heterogenität bei weiterem Rückgang der LD_{50}-Konzentration abzunehmen, so wird er als *retroresistent* bezeichnet, bis ein Zustand erreicht

ist, in dem sowohl Heterogenität als auch LD_{50}-Konzentration konstant bleiben. Der Stamm ist dann als anfällig zu bezeichnen.

Aus den Ergebnissen muß gefolgert werden, daß zur eindeutigen Charakterisierung eines einmal mit Gift behandelten Insektenstammes LD_{50} und Heterogenität bestimmt werden müssen.

Summary

The development of TEPP-resistance in a susceptible strain of *T. urticae* for 12 generations and the loss of resistance in a strain left untreated for 11 generations differed on bean, hop, mirabelle-plum, carnation and dead nettle.

The LD_{50} increased from 0.0023 % to 0.011 % TEPP on bean, from 0.0032 to 0.02 % on carnation, from 0.0029 to 0.035 % on mirabelle-plum, from 0.0027 to 0.145 % on dead nettle and from 0.0033 to 0.73 % on hop. The heterogenity increased from b = 3.03 to 1.09 on dead nettle, from 2.38 to 1.22 on hop, from 2.66 to 1.55 on carnation, from 3.04 to 2.09 on bean and from 2.96 to 2.20 on mirabelle-plum.

With loss of resistance, the LD_{50} of 1.2 % TEPP decreased to 0.27 % on hop, to 0.026 % on dead nettle, to 0.025 % on bean and to 0.0055 % on mirabelle-plum. The heterogenity b = 1.66 increased to 0.37 on hop, to 0.85 on dead nettle and to 0.83 on bean; on mirabelle-plum it increased to 0.95 in the 3rd generation then decreased to 1.72.

During the decline in resistance, whilst the LD_{50} decreased, two phases could be distinguished-in the first the heterogenity increased (heteroresistant), in the second it decreased (retroresistant).

With renewed treatment, resistance sometimes developed more slowly than originally, sometimes more quickly, dependent on the degree of heterogenity.

No definite connection could be established between the development of or decline in resistance and the number of eggs laid by females of bean, hop, and mirabelle-plum strains.

Literatur

Babers, F. H., Pratt, J. J. and Williams, M. (1953): Some biological variations between strains of resistant and susceptible house-flies. J. econ. Ent. **46**, 914–915.

Barbesgaard, P. and Keiding, J. (1955): Crossing experiments with insecticide-resistant house flies. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren., **117**, 84–116.

Brown, A. W. A. (1958): Insecticide resistance in arthropods. World Health Organisation. Geneva.

Busvine, J. R. and Harrison, C. M. (1954): Test for insecticide resistance in lice, mosquitos and house-flies. Bull. ent. Res. **44**, 729–738.

Crow, J. (1952): Heterosis, 288–297. Iowa State College Press. Amer. Iowa.

Crow, J. (1954): Analysis of a DDT-resistant strain of Drosophila. J. econ. Ent. **47**, 393–398.

Crow, J. (1957): Genetics of insect resistance to chemicals. Annu. Rev. Ent. **2**, 227–246.

Decker, G. E. and Bruce, W. N. (1952): Bull. Natl. Res. Council **219**, 25–29. Nach Gordon und Hoskins.

Dittrich, V. (1959): Verbesserte Technik für Versuche mit Spinnmilben. NachrBl. dtsch. PflSchDienst, 54–56.

Dittrich, V. (1961): Populationsgenetische Untersuchungen an normalen und Phosphorsäureester-resistenten Stämmen von *Tetranychus urticae* Koch. Z. angew. Ent. **48**, 34–57.
Fritsche, R., Wolffgang, H. und Opel, H. (1957): Untersuchungen über die Abhängigkeit der Spinnmilbenvermehrung von dem Ernährungszustand der Wirtspflanze. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde, **78** (**123**), 13—27.
Gahan, J. and Weir, J. (1950): Houseflies resistant to benzene hexachloride. Science, **111**, 651–652.
Garman, P. (1950): Parathion resistant red spiders. J. econ. Ent. **43**, 53–56.
Gilbert, I. and Couch, M. and McDuffie, W. (1953): Development of resistance to insecticides in natural populations of house flies. J. econ. Ent. **46**, 48–50.
Grayson, J. (1951): Response of the German cockroach to sublethal concentrations of DDT and benzene hexachloride. J. econ. Ent. **44**, 315–317.
Grayson, J. (1953): Effects on the German cockroach of twelve generations of selection for survival to treatment with DDT and benzene hexachloride. J. econ. Ent. **46**, 124–127.
Grayson, J. (1954): Differances between a resistant and a nonresistant strain of the German cockroach. J. econ. Ent. **47**, 253–256.
Hansen, C. (1958): Cross resistance induction. Dissertation Cornel University.
Hoskins, E. and Gordon, H. (1956): Arthropod resistance to chemicals. Annu. Rev. Ent. **1**, 89–122.
King, W. (1950): DDT-resistant house-flies and mosquitos. J. econ. Ent. **43**, 527–532.
Kocher, C. (1953): Nach Wiesmann, R. Mitt. biol. ZentAnst. Berl. 83, 17.
Kremer, F. (1956): Untersuchungen zur Biologie, Epidemiologie und Bekämpfung von *Bryobia praetiosa* Koch. Höfchen Briefe **9**, 190–248.
Lichtwardt, E. (1955): Notes on the inbreeding of house-flies. J. econ. Ent. **48**, 301–303.
Lichtwardt, E. et al. (1955a): A genetic test of DDT resistance in field house-flies. Ann. ent. Soc. Amer. **48**, 205–210.
Lindgren, D. and Dickson, R. (1941): 1. Factors influencing the results of fumigation of the California red scale. 2. Inheritance of resistance to hydrocyanic acid fumigation in the California red scale. Hilgardia **13**, 491–522.
Lindgren, D. and Dickson, R. (1945): Repeated fumigation with HCN and the development of resistance in the California red scale. J. econ. Ent. **38**, 296–299.
Linke, W. (1953): Untersuchungen über Biologie und Epidemiologie der gemeinen Spinnmilbe *Tetranychus althaeae* v. Hanst. unter besonderer Berücksichtigung des Hopfens als Wirtspflanze. Höfchen Briefe **6**, 185–238.
Maas, G. (1959): Über die Beeinflussung des Verhaltens und der Lebensweise von *Doralis fabae* (Scop.) und *Tetranychus telarius* (L.) durch systemische Phosphorsäureester. Dissertation, Bonn.
Maelzer, D. and Kirk, R. (1953): A preliminary study of the genetics of DDT resistance in house-flies. Aust. J. Biol. Sci. **6**, 244–56.
March, R. and Metcalf, R. (1949): Laboratory and field studies of DDT resistant houseflies in southern California. Bull. Calif. Dep. Agric. **37**, 93–101.
March, R. (1952): Summary of research on insects resistant to insecticides. Bull. Natl. Res. Council US, **219**, 45–53.
Mather, K. and Harrison, B. (1949): Heredity **3**, 1–52, 111–162.
McKenzie, R. and Hoskins, W. (1954): Correlation between the length of the larval period of *Musca domestica* L. and resistance of adult flies to insecticides. J. econ. Ent. **47**, 984–992.
Meltzer, J. (1959): Acaricidal properties of 2,4,5,4', – *Tetrachlordiphenyl sulphone* (Tedion). Rev. appl. Ent. **47**, 319.
Neiswander, C., Rodriguez, J. and Neiswander, R. (1950): Natural and induced variations in two-spotted spider mite population. J. econ. Ent. **43**, 633–636.
Norton, R. (1953): Inheritance of DDT tolerance in the housefly. Contr. Boyce Thomson Inst. **17**, 105–126.
Pimental, D., Dewey, J. and Schwardt, H. (1951): An increase in the duration of the life-cycle of DDT-resistant strains of the house-fly. J. econ. Ent. **44**, 477–481.
Pimental, D., Schwardt, H. and Dewey, J. (1953): Development and loss of insecticide resistance in the house-fly. J. econ. Ent. **46**, 295–298.
Smith, F. and Pulton, R. (1951): Two-spotted spider mite resistant to aerosols. J. econ. Ent. **44**, 229–233.
Tattersfield, F., Kerridge, J. and Taylor, J. (1953): The effect of repeated spraying of insects in increasing their resistance to insecticides. Ann. appl. Biol. **40**, 498–522.
Varzandeh, M., Bruce, W. and Decker, G. (1954): Resistance to insecticides as a factor influencing the biotic potential of the house-fly. J. econ. Ent. **47**, 129–134.

Watson, D. (1956): Some genetic aspects of resistance to Parathion in the two-spotted mite *Tetranychus telarius* L. Dissertation, Cornell University.
Wilson, H. and Gahan, J. (1948): Susceptibility of DDT-resistant house-fly to other insecticidal sprays. Science **107**, 276–277.
Wilson, H., Gahan, J. and McDuffie, W. (1953): Toxicity of vapours of 4 chlorinated hydrocarbon insecticides to resistant house-flies. J. econ. Ent. **46**, 699–700.
Yust, H., Fulton, R. and Nelson, H. (1951): Development and stability of resistance of California red scale to fumigation with hydrocyanic acid. J. econ. Ent. **44**, 833–838.

Aus dem Institut für Phytopathologie und Pflanzenschutz der Universität Rostock
Direktor: Prof. Dr. E. Reinmuth
Abt. Angewandte Entomologie

Über das Auftreten von Gynandern in Zuchten der Grünen Pfirsichblattlaus *Myzus persicae* (Sulz.)

Von Fritz Paul Müller

Mit 2 Abbildungen

Seit langem ist bekannt, daß das Auftreten der Morphen[1] der Blattläuse weitgehend durch Umwelteinflüsse induziert wird. Temperatur, Tageslänge, Nährsubstrat und Besiedelungsdichte spielen dabei die Hauptrolle. Diese Außenfaktoren wirken auf die Aphiden, entweder direkt oder auf dem Wege über die Pflanze, von Fall zu Fall verschieden stark. Deshalb überrascht es nicht, wenn man häufig Läuse mit intermediärem Charakter findet. Derartige Zwischenbildungen zwischen geflügeltem und ungeflügeltem viviparem Weibchen oder zwischen oviparem und ungeflügeltem viviparem Weibchen werden oft in der Literatur erwähnt oder beschrieben. Falk (1960) fand bei *Aphis craccivora* Koch sogar Intermediäre zwischen oviparem und geflügeltem viviparem Weibchen.

Auch das *Auftreten der Männchen* wird in starkem Maße von *Umweltbedingungen,* in erster Linie Temperatur und Tageslänge, ausgelöst oder inhibiert. Die Determination der Männchen einerseits ist jedoch von derjenigen der übrigen Morphen andererseits grundverschieden. Während letztere den Chromosomensatz 2n + 2x aufweisen, enthalten die Männchen infolge einer Besonderheit bei der Ovogenese eine Chromosomenausstattung von nur 2n + x. (Zusammenfassungen bei Grassé 1951 und bei Hille Ris Lambers 1960). Diese Verschiedenheit ist offenbar die Ursache davon, daß bei den Aphiden Zwischenbildungen mit männlichen Charakteren im Gegensatz zu Intermediären zwischen den übrigen Morphen sehr selten sind. Mir ist jedenfalls keine Literaturstelle bekannt, in der von Gynandromorphen bei irgendeiner Blattlausart gesprochen wird. Es war deshalb über-

[1] Die im Generationswechsel und Wirtswechsel der Blattläuse nacheinander erscheinenden, biologisch und/oder morphologisch verschiedenen Glieder werden im deutschsprachigen Schrifttum als „Formen" bezeichnet. Es muß darauf hingewiesen werden, daß das Wort Form bzw. Formen in der Aphidologie noch eine weitere Bedeutung hat. Mit ihm werden nämlich auch bionomische Rassen bezeichnet, in welche zahlreiche Blattlausarten, wie *Myzus persicae* (Sulz.), *Aphis fabae* Scop., *Acyrthosiphon pisum* (Harris) und viele andere, aufgegliedert sind. Hier ist das Wort Formen besser am Platze als in der Terminologie des Generations- und Wirtswechsels. Deshalb wird vorgeschlagen, entsprechend der Gepflogenheit in der englisch geschriebenen Literatur, auch im deutschen Schrifttum im Zusammenhang mit der Heterogonie und dem Wirtswechsel der Aphiden das Wort *Morphen* zu benutzen und das Wort Formen für bionomisch oder andersartig charakterisierte intraspezifische Einheiten vorzubehalten.

raschend, als in meinen Zuchten der Grünen Pfirsichblattlaus wiederholt Gynander entstanden.

Herkunft und Haltung der *M. persicae*-Zuchten

Die Gynander, die hier beschrieben werden sollen, wurden in zwei *Myzus persicae*-Zuchten beobachtet.

Die eine Zucht, NH, die ich bereits bei einer früheren Gelegenheit (MÜLLER 1958) erwähnt hatte, ist aus 12 erwachsenen ungeflügelten Fundatrigenien hervorgegangen, die im Frühjahr 1956 in Naumburg (Saale) von einem Pfirsich gesammelt worden waren. Ein Teil von ihr wurde, um die parthenogenetische Weitervermehrung zu erzwingen, in jedem Jahr mit der III. Augustdekade beginnend ins Gewächshaus überführt und dort bis zum folgenden Frühjahr bei Dauerbeleuchtung gehalten, hierauf wieder im Freiland aufgestellt. Die Zucht erfolgte meist auf *Rumex obtusifolius*. In einem Teil der Zucht, die mit *Urtica urens* als Futterpflanze im Herbst 1958 im Freiland stand, entwickelten sich reichlich Gynoparen und Männchen. Diese wurden abgesammelt und gezählt, bis die Pflanzen am 25. 11. 58 schließlich läusefrei geworden waren. Am 12. 11. 58 wurde 1 Gynander abgesammelt.

Die andere Zucht, PSb, hat die folgende Entstehungsgeschichte. Ein *Prunus serotina*-Sämling wurde im Herbst 1958 mit Gynoparen und später mit Männchen besetzt. Alle diese Rückwanderer wurden einer *Myzus persicae*-Zucht entnommen, die unter der Bezeichnung PS geführt wird und aus einer Fundatrix hervorgegangen ist, die in Rostock im Frühjahr 1956 von *Prunus serotina* gesammelt worden war. Der *Prunus serotina*-Sämling war am Ende des Herbstes 1958 mit zahlreichen Eiern belegt, aus denen im Frühjahr 1959 viele Fundatrizen schlüpften. 50 dieser Fundatrix-Junglarven wurden unmittelbar nach dem Schlüpfen auf eine *Myosotis palustris*-Pflanze überführt. 14 von ihnen vollendeten dort ihre Entwicklung[2] und erzeugten zahlreiche Nachkommenschaft. Die erste auf die Fundatrix folgende Generation bestand fast ausschließlich aus Geflügelten. Diese setzten ihre Junglarven auf der gleichen *Myosotis palustris*-Pflanze ab, auf der sie während ihrer Larvenzeit gelebt hatten. Ende Mai 1959 wurde eine *Rumex obtusifolius*-Pflanze in den Käfig dazugestellt. An dieser Pflanze erfolgte die weitere normale Entwicklung. Diese auf *Rumex obtusifolius* fortgeführte Zucht war während des gesamten Jahres im Freien aufgestellt. Sie endete im Herbst des gleichen Jahres mit dem vollständigen Auftreten der Herbstmorphen. Am 9. 11. 59 wurden 8 Gynoparen und 11 ♂♂, am 16. 11. noch 5 Gynoparen und 3 Gynander und schließlich am 24. 11. die letzten noch vorhandenen Tiere, bestehend aus 17 normalen ♂♂ und 3 Gynandern, abgesammelt.

[2] Die Eignung zur Entwicklung der Fundatrizen von *M. persicae* war bisher nur für einige *Prunus*-Arten und für *Lycium halimifolium* bekannt (MÜLLER 1957). Die Überführung von frisch geschlüpften *M. persicae*-Fundatrizen auf *Myosotis palustris* gehörte zu einem Programm von Übertragungsversuchen, die im Zusammenhang mit einer erfolgreich verlaufenen Bastardierung *Myzus myosotidis* (Börn.) ♂ × *Myzus persicae* (Sulz.) ♀ durchgeführt wurden.

Beschreibung der Gynander

Alle bisher beobachteten *M. persicae*-Gynander sind ungeflügelt. Ihr Thorax ist wie bei normal ungeflügelten Aphiden ausgebildet; es sind keine Anklänge von intermediären Charakteren zu Geflügelten vorhanden. Nur auf dem Kopf sind bei allen Exemplaren Rudimente von Ocellen erkennbar.

Die Grüne Pfirsichblattlaus besitzt als wirtswechselnde Art geflügelte Männchen (Abb. 1). Dagegen sind die Männchen bei den nächstverwandten Arten *Myzus certus* (Walk.), *M. myosotidis* (Börn.) und *M. ajugae* Schout., welche keinen Wirtswechsel durchführen, ungeflügelt. Beschreibungen der Männchen dieser Arten bringt MEIER (1954). Der zuerst beobachtete Gynander war ziemlich kräftig pigmentiert und fiel sofort auf gegenüber den gleichzeitig vorhandenen unpigmentierten Nymphen und sonstigen flügellosen Stadien. Stärker pigmentierte Gynander hatten bei flüchtiger Betrachtung eine gewisse Ähnlichkeit mit den ungeflügelten Männchen der drei genannten nicht wirtswechselnden Arten.

Abb. 1. Normales Männchen von *Myzus persicae* (Sulz.). PS-Zucht, 3. 10. 1958. Vergr. 32mal

Morphologische Kennzeichen. Länge 1,58—1,89 mm. Körper oval, insbesondere bei den stärker pigmentierten Tieren etwas schlanker als beim oviparen und ungeflügelten viviparen Weibchen. Kopf sklerotisch, mit grobkörniger Cuticula und regelmäßig mit 3 hellen Flecken, welche den Ocellen der geflügelten Morphen entsprechen. Thorax sklerotisch, ohne Anzeichen von rudimentären Flügelanlagen. Rücken des Abdomens im Bereich der Segmente I—VI mit spinopleuraler Sklerit bildung; die Sklerite der einzelnen Segmente sind entweder getrennt oder unvollständig miteinander verwachsen. Die vorsiphonalen Segmente besitzen mehr oder weniger gut sichtbare Marginalsklerite. Auf fast jedem dieser Marginalsklerite befindet sich ein kleiner Tuberkel. Dessen Durchmesser ist so groß bis höchstens $2^1/_2$mal so groß wie der Durchmesser des Basalringes der daneben stehenden Haare. Postsiphonale Marginalsklerite groß und deutlich, mit kräftiger, schuppig-körniger Skulptur. Tergite der Abdominalsegmente VII und VIII ungegliedert, mit der gleichen schuppig-körnigen Skulptur wie die postsiphonalen marginalen Sklerite. Äußere Genitalorgane wie beim normalen Männchen.

Fühler 1,25—1,50 mm, 0,72—0,95 der Körperlänge. I. und II. Fühlerglied bei den schwach pigmentierten Tieren mit stärkerer, bei den kräftig pigmentierten Exemplaren mit schwacher schuppiger Skulptur. Fühler in allen Fällen ohne sekundäre Rhinarien. Processus terminalis 2,90—4,00mal so lang wie die Basis des VI. Fühlergliedes, 0,83—1,31mal so lang wie das III. Fühlerglied. Letztes Rüsselglied 0,87—1,00mal so lang wie das II. Glied des Hintertarsus. Siphonen 0,26—0,35 mm, 0,17—0,20 der Körperlänge, schwach keulig. Cauda zungenförmig, 0,12—0,15 mm, 0,38—0,48 der Länge der Siphonen.

Abb. 2. Gynander von *Myzus persicae* (Sulz.). PSb-Zucht. a und b 16. 11. 1959 Vergr. 32mal

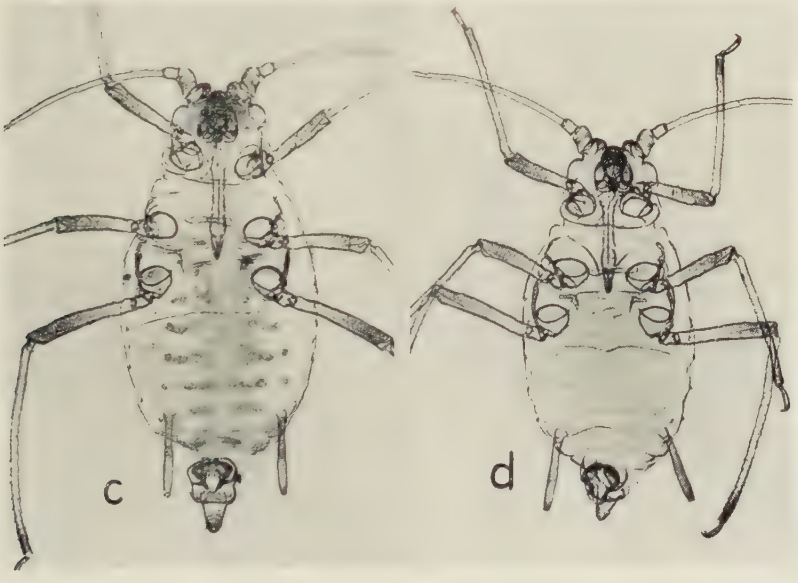


Abb. 2. Gynander von *Myzus persicae* (Sulz.). PSb-Zucht. c und d 24. 11. 1959 Vergr. 32mal

Chaetotaxie. In der Chaetotaxie zeigen die Gynander keine Besonderheiten. Nur die beträchtliche Länge der Haare auf den letzten Abdominalsegmenten ist erwähnenswert. Die 4 Haare auf dem VIII. Abdominaltergit sind 21—29 μ lang.

Grundfärbung: Grün.

Pigmentierung. Sehr variabel. Kräftig pigmentierte Gynander (Abb. 2a) haben dunkelbraunen Kopf und ebensolche Färbung der Tergite der Thoraxsegmente I und II. Die spinopleuralen Sklerite von Thorax III bis Abdomen VI sind hellbraun, jedoch sind die auf ihnen liegenden Muskelplatten deutlich dunkler. Die postsiphonalen Sklerite sowie die Tergite der Abdominalsegmente VII und VIII sind dunkler, die Marginalsklerite deutlich heller als die Zeichnung auf der Mitte des Rückens. Erste 2 Fühlerglieder dunkelbraun wie der Kopf. III. Fühlerglied an der Basis braun, apikalwärts allmählich dunkler werdend, schließlich wie der übrige Fühler dunkelbraun. Trochanteren, die Basis der Schenkel und der größte Teil der Schienen braun, die übrigen Teile der Beine dunkelbraun. Siphonen und Cauda braun, etwa von dem gleichen Pigmentierungsgrad wie die Zeichnung auf der Mitte des Hinterleibrückens.

Das am schwächsten pigmentierte Exemplar (Abb. 2d) hat hellbraunen Kopf und nur äußerst schwache Rückenpigmentierung, welche sich nur auf die Muskelplatten erstreckt (diese Pigmentierung ist so schwach, daß sie bei der photographischen Aufnahme nicht mit erfaßt werden konnte). Fühler, Beine, Siphonen und Cauda sind hellbraun, nur das VI. und ein Teil des V. Fühlergliedes sowie die Beinenden sind dunkler. — Zwischen den beiden geschilderten Extremen sind alle Übergänge vorhanden (Abb. 2b und c).

Vergleich mit normalen Morphen

Nach ihrer äußeren Gestalt kann man die beschriebenen Gynander als Zwischenbildungen zwischen Männchen und ungeflügeltem viviparem Weibchen auffassen. Ihre Hinterschienen sind nicht verdickt und tragen keinerlei Pseudosensorien, zeigen also keine Anklänge an das auffallendste morphologische Kennzeichen der oviparen Weibchen.

Die äußeren Geschlechtsorgane sind, wie oben schon hervorgehoben wurde, wie beim normalen Männchen gestaltet. Auch anatomisch scheinen die Gynander mehr dem Männchen zu gleichen, denn in keinem waren beim Präparieren Embryonen zu finden.

Folgende Merkmalsausprägungen haben einen mehr männlichen Charakter. Die stärkere Pigmentierung unterscheidet alle Gynander einschließlich des am schwächsten gebräunten Exemplares sofort und bei oberflächlicher Betrachtung von der apteren Virgo. Besonders zu erwähnen ist die dunkle Chitinfärbung des Kopfes, der Fühler, der Beine und der Siphonen. Durch die immer deutlich sichtbaren Ocellen-Reste hat der Kopf der Gynander eine Ähnlichkeit mit den geflügelten Morphen einschließlich des Männchens. Jedoch muß darauf hingewiesen werden, daß man am Kopf der ungeflügelten Männchen von *Myzus certus* (Walk.) und *M. myosotidis* (Börn.) ebenfalls derartige Ocellen-Reste findet. Die Länge der Siphonen mit 0,17—0,20 der Körperlänge entspricht mehr den Männchen. Bei diesen wurde dieses Zahlenverhältnis mit 0,15—0,19, bei apteren Virgines, die von Sekundärwirten von verschiedenen Herkünften entstammten, dagegen mit 0,19—0,28 gefunden. Männchenähnlich ist auch die Länge der Haare auf den letzten Abdominaltergiten. Die Länge der Haare auf dem VIII. abdominalen Tergit beträgt beim Männchen bis zu 32 µ, bei der ungeflügelten Exsul aber nur 18—20 µ.

Charaktere, die mehr der ungeflügelten Jungfer entsprechen, sind vor allem der ovale Körperumriß und das völlige Fehlen von sekundären Rhinarien an den Fühlern. Die relative Länge der Fühler mit 0,72—0,95 der Körperlänge paßt besser zur ungeflügelten Exsul (0,73—1,02) als zum Männchen (0,90—1,20).

Die Ausbildung der Cauda ist intermediär zwischen der beim Männchen dreieckigen und beim viviparen Weibchen mehr schlanken Gestalt. Die Pigmentzeichnung des Rückens des Abdomens ist anders bei den geflügelten *M. persicae*-Morphen; sie hat eine geringe Ähnlichkeit mit der Zeichnung auf dem Hinterleibsrücken der ungeflügelten Männchen von *Myzus certus* (Walk.). Die meisten wesentlichen Merkmale haben allerdings, wie oben gezeigt wurde, einen entweder deutlich männlichen oder deutlich weiblichen Charakter, so daß morphologische Eigenschaften beider Geschlechter mosaikartig angeordnet sind. Deshalb halte ich es für gegeben, die beschriebenen Tiere als Gynander und nicht als Intersexe zu bezeichnen.

Der Gynander in der NH-Zucht erschien zu einer Zeit, nachdem die Läusepopulation rund 31 Monate ausschließlich parthenogenetisch vermehrt worden war. Bonnemaison (1958) hat eine Zucht der wirtswechselnden *Dysaphis plantaginea* (Pass.) im Frühjahr 1949 aus der Nachkommenschaft einer Fundatrix gewonnen, im folgenden Winter die parthenogenetische Weitervermehrung erzwungen und im Herbst 1950 bei 24° und natürlichem Licht neben geflügelten auch ungeflügelte Männchen erhalten. Da ungeflügelte Männchen bei wirtswechselnden Röhrenblattläusen ganz ungewöhnlich sind, und da Bonnemaisons und meine Zuchthaltung ähnlich waren, liegt die Vermutung nahe, daß auch die apteren *Dysaphis plantaginea*-Männchen gynandromorphe Tiere gewesen sein können.

Zusammenfassung

Während des Monats November sind in zwei Zuchten von *Myzus persicae* (Sulz.) mehrere Gynandromorphe aufgetreten. Diese Gynander sind nach ihrer äußeren Morphologie intermediär zwischen Männchen und ungeflügeltem viviparem Weibchen. Sie sind ungeflügelt und haben auf dem Tergum eine sehr verschieden dunkle Pigmentzeichnung, die von derjenigen der geflügelten Morphen von *M. persicae* deutlich verschieden ist. Ihre äußeren Geschlechtsorgane sind wie beim normalen Männchen gestaltet. In der Pigmentierung des Kopfes, der Fühler, der Beine und der Siphonen sowie in der Länge der Siphonen und der Haare auf dem VIII. Abdominaltergit ähneln sie dem Männchen. Die Körpergestalt und die Länge der Fühler sind ähnlich dem ungeflügelten viviparen Weibchen. Das Fehlen von sekundären Rhinarien an den Fühlern ist ein weiteres den Weibchen entsprechendes Merkmal.

Summary

During the month of November several gynandromorphs occured in two rearings of *Myzus persicae* (Sulz.). In regard of their external morphology these gynanders are intermediate between the male and the apterous vi-

viparous female. They are apterous and bear on the tergum a very diversely dark pigmentation pattern being distinctly different from that of the alate morphs of *M. persicae*. Their external genitalia are shaped like in the normal male. As for the pigmentation of the head, of the antennae, of the legs and of the siphunculi, as well as for the length of the siphunculi and of the hairs on the VIIIth abdominal tergite they have a slight resemblance to the male. The shape of the body and the length of the antennae are similar to the apterous viviparous female. The missing of secondary rhinariae on the antennae is a further character appropriate to the female.

Literatur

Bonnemaison, L.: Facteurs d'apparition des formes sexupares ou sexuées chez le puceron cendré du pommier (*Sappaphis plantaginea* Pass.). Ann. Epiphyties **3**, 331–355, 1958.

Falk, U.: Über das Auftreten von Intermediärformen zwischen oviparem und geflügeltem viviparem Weibchen bei *Aphis craccivora* Koch *(Homoptera, Aphididae)*. Zool. Anz. **165**, 388–392, 1960.

Grassé, P. P.: Traité de Zoologie. Tome X, fasc. II. Paris 1951.

Hille Ris Lambers, D.: Some notes on morph determination in aphids. Ent. Ber. **20**, 110 bis 113, 1960.

Meier, W.: Über *Myzus varians* Davidson und einige weitere *Myzus*-Arten aus der Schweiz. Mitt. Schweiz. Entom. Ges. **27**, 321–409, 1954.

Müller, F. P.: Die Hauptwirte von *Myzus persicae* (Sulz.) und von *Aphis fabae* Scop. Nachrbl. Dtsch. Pflanzenschutzd. Berlin, N. F., **11**, 21–26, 1957.

Müller, F. P.: Wirtswahlversuche mit Gynoparen von *Myzus persicae* (Sulz.) und von *Aphis fabae* Scop. Z. Pflanzenkrankh. **65**, 405–411, 1958.

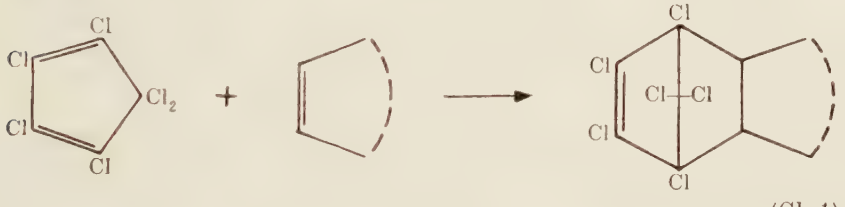
Aus der Freien Universität Berlin, Berlin-Dahlem

Konstitution und Wirkung von Insektiziden

Mitt. IV[1]: Über die insektizide Wirksamkeit einiger Addukte aus Hexa (hetero) halocyclopentadienen und ungesättigen Verbindungen (Diengruppe)

Von Randolph Riemschneider[2]

Im Rahmen unserer Arbeiten zur Entwicklung der insektiziden Halogenkohlenwasserstoffe M 410, M 377, M 344 [1] sowie für Untersuchungen über Konstitution und Wirkung von Insektiziden dieser Verbindungsklasse haben wir zahlreiche M 410-Analoge synthetisiert und getestet. Zur Synthese von M 410-Analogen bot die bereits beschriebene Umsetzung von Polyhalocyclopentadienen mit ungesättigten Verbindungen (z. B.: Gl. 1) gute Möglichkeiten: Einige Testergebnisse in Tabelle 1.



(Gl. 1)

Angaben über die insektizide Wirksamkeit der durch Sekundärreaktionen aus einigen der in Tabelle 1 genannten Addukten hergestellten „M 410-Isomeren" und M 410-Analogen entnehmen wir Tabelle 2. Die in den Tabellen angegebenen Giftwerte beziehen sich auf die Taufliege, *Drosophila melanogaster,* sowie die Hausfliege, *Musca domestica.* Testmethode: Petrischalen-Filmtest. Ausführlichere Angaben über die Wirkungsstärke, -breite und -dauer von M 410 sind bereits an anderer Stelle gemacht worden [2].

Praktisch unwirksam sind außer den in Tabelle 1 und 2 unter lfd. Nr. 6–12, 15–19, 27–32 genannten Addukten auch die früher beschriebenen [1] Addukte: $C_{10}H_2Cl_{10}$ vom Schmp. 214°, $C_{10}Cl_8F_4$ vom Schmp. 274°, $C_{20}H_8Cl_{12}$ vom Schmp. 216°, $C_{15}H_8Cl_6$ vom Schmp. 160°, $C_{24}H_{10}Cl_{12}$ vom Schmp. 240°, $C_{34}H_{10}Cl_{24}$ vom Schmp. > 300° und $C_9H_4O_4Cl_4F_2$ vom Schmp. 182°.

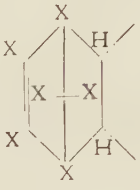
[1] Mitt. III, Mitt. Physiol. chem. Inst. Bln. R 17, Mai 1948; Mitt. I und II, 2. Reihe, 1. Erg.-Bd. zur „Pharmazie" 1947; Mitt. XIV, Advances Pest Control Res. II, 307–350 [1958]; ebenda Zitate früherer Mitteilungen.

[2] *Anschrift:* Berlin-Charlottenburg 9, Bolivarallee 8.

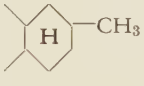
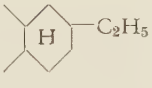
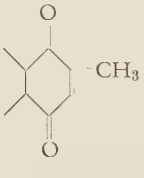
Tabelle 1

Die insektizide Wirksamkeit einiger M 410-Analoger (Addukte aus Hexa(hetero)halocyclopentadienen und ungesättigten Verbindungen) im Petrischalen-Filmtest

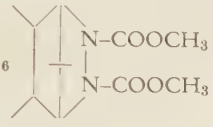
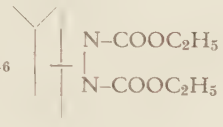
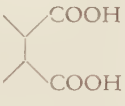
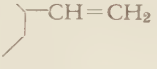
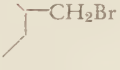
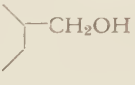
Abkürzung für



X = Cl, Br und/oder F

Lfd. Nr.	M 410-Analoge: Summenformel	M 410-Analoge: Konstitution[1]	Schmelz- bzw. Siedepunkt °C	Insektizide Wirksamkeit[2] *Drosophila* Fortbewegungsunfähigkeit bzw. Tod: mg/Schale	50 % nach Min.	*Musca*[3]
1	$C_{10}H_6Cl_6$		ab 155	0,025	90	+
2	$C_{10}H_6Br_6$		ab 145	1,0	>300	—
3	$C_{11}H_{10}Cl_6$		78	·/·	·/·	+
4	$C_{12}H_{12}Cl_6$		$Kp_{0.5}$:145–7	·/·	·/·	+
5	$C_{13}H_{14}Cl_6$		$Kp_{0.8}$:160–3	·/·	·/·	+
6	$C_{11}H_4O_2Cl_6$ [3]		184	1,0	>300	—
7	$C_{11}H_4O_2Cl_4F_2$ [3]		123–124	1,0	>300	—
8	$C_{12}H_6O_2Cl_6$		171	1,0	>300	—

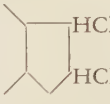
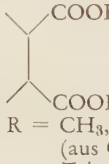
Fortsetzung Tabelle 1

Lfd. Nr.	M 410-Analog		Schmelz- bzw. Siedepunkt °C	Insektizide Wirksamkeit[2] *Drosophila* Fortbewegungs- unfähigkeit bzw. Tod		
	Summenformel	Konstitution[1]		mg/Schale	50 % nach Min.	*Musca*[3]
9	$C_{14}H_{12}O_4N_2Cl_6$		147	1,0	>300	·/·
10	$C_{16}H_{16}O_4N_2Cl_6$		108	1,0	>300	·/·
12	$C_9H_4O_4Cl_6$		232	1,0	>300	—
13	$C_9H_6Cl_6$		Kp_2:120–3	·/·	·/·	(+)
14	$C_8H_5Cl_6Br$		76-78	·/·	·/·	+
15	$C_8H_6OCl_6$		155–165	1,0	>300	—
16	$C_7H_2Cl_8$		171–188	·/·	·/·	
17	$C_7H_2Cl_6Br_2$		205–207	·/·	·/·	—
18	$C_{14}H_6Cl_{12}$		236	1,0	>300	—
19	$C_{15}H_6Cl_{12}$		ab 300 (Z.)	1,0	>300	—

[1] Nach Synthese formuliert. – [2] ·/· bedeutet: nicht geprüft. Die Angaben 1,0, >300 sind gleichbedeutend mit unwirksam. – [3] + wirksam, — unwirksam.

Tabelle 2

Die insektizide Wirksamkeit von „M 410-Isomeren" und M 410-Analogen (erhalten durch Sekundärreaktionen einiger Addukte der Tab. 1) im Petrischalen-Filmtest

Lfd. Nr.	M 410-Isomere bzw. -Analoge: Summenformel	Konstitution[1] (Herstellung)	Siede- bzw. Schmelzpunkt °C	Insektizide Wirksamkeit *Drosophila* Fortbewegungsunfähigkeit bzw. Tod: mg/Schale	50 % nach Min.
20	$C_{10}H_6Cl_8$		Kp_1:165–175	0,005	190
21	$C_{10}H_6Cl_8$		Kp_1:165–167	0,004	180–220
22	$C_{10}H_6Cl_8$		Kp_1:172–175	0,005	180–230
23	$C_{10}H_6Cl_8$	(Chlorierung von $C_{10}H_6Cl_6$[2], Tab. 1, lfd. Nr. 1)	102–104[2]	0,003	110
24	$C_{10}H_6Cl_8$		93–100[2]	0,005	190
25	$C_{10}H_5Cl_9$	(Chlorierung von $C_{10}H_6Cl_6$, Tab. 1, lfd. Nr. 1)	119–121	0,06	200
26	$C_{10}H_4Cl_{10}$		>115	1,0	280
27	$C_{10}H_6Cl_2Br_6$	(Chlor. v. $C_{10}H_6Br_6$, Tab. 1, lfd. Nr. 2)	ab 110	1,0	>300
28	$C_{10}H_6Br_8$	(Bromierung von $C_{10}H_6Br_6$, Tab. 1, lfd. Nr. 2)	Öl	1,0	>300
29	$C_{10}H_5Br_9$		Öl	1,0	>300
30	$C_{11}H_8O_4Cl_6$		77	1,0	>300
31	$C_{13}H_{12}O_4Cl_6$		66	1,0	>300
32	$C_{15}H_{16}O_4Cl_6$	R = CH_3, C_2H_5, C_3H_7 (aus $C_9H_4O_4Cl_6$, Tab. 1, lfd. Nr. 12)	Öl	1,0	>300
33	$C_{10}H_6N_2Cl_6$	(NaOH-Einwirkung auf $C_{16}H_{16}O_4N_2Cl_6$, Tab. 1, lfd. Nr. 10)	163	0,01	200
	Anhang:				
34	$C_{10}H_8Cl_4$-, $C_{10}H_7Cl_5$-, $C_{10}H_6Cl_6$-Gemische	(aus Cyclopentadien und einem Gemisch von Tetra-, Penta- u. Hexachlorcyclopentadienen)	Wachs	0,020	100
35	Chlorierungsprodukte vorstehender Addukt-Gemische		Öl	0,007	110

[1] Nach Herstellung formuliert. – [2] Nach Abschluß der hier beschriebenen Versuche (Mai 1948) haben wir folgende $C_{10}H_6Cl_8$-Isomeren aus $C_{10}H_6Cl_6$-Chlorierungsprodukten abtrennen können: $C_{10}H_6Cl_8$ vom Schmp. 101–103°, vom Schmp. 102–104° und vom Schmp. 137–139°. Vgl. auch Euclides **12**, 37 [1952] und Z. Naturforschg. **6b**, 395 [1951].

Beschreibung der Versuche

Herstellung der M 410–Analogen der Tabelle 1 und 2

Die unter lfd. Nr. 1–8, 12, 19–24 beschriebenen M 410-Analogen bzw. „M 410-Isomeren" sind bereits in Mitt. R 11 [1] abgehandelt worden.

Die Addukte der lfd. Nr. 9 und 10 entstehen beim 24stdg. Erhitzen von Hexachlorcyclopentadien mit dem Addukt aus Cyclopentadien und Azobisameisensäureester[3] auf 120° im offenen Gefäß:

$C_{14}H_{12}O_4N_2Cl_6$	Cl	Ber. 43,7	Gef. 43,8
$C_{16}H_{16}O_4N_2Cl_6$	Cl	Ber. 41,5	Gef. 41,1

$C_{16}H_{16}O_4N_2Cl_6$ geht beim Behandeln mit alkohol. NaOH bei 25–35° in $C_{10}H_6N_2Cl_6$ vom Schmp. 163° über, aus dem beim längeren Kochen in Toluol unter N_2-Abspaltung $C_{10}H_6Cl_6$[4] vom Schmp. 164° entsteht.

$C_{10}H_6N_2Cl_6$	Cl	Ber. 58,0	Gef. 57,8
$C_{10}H_6Cl_6$	Cl	Ber. 62,8	Gef. 62,9

Die Addukte der lfd. Nr. 13 und 18 lassen sich durch Einleiten von Butadien in Hexachlorcyclopentadien gewinnen, das auf 165° erhitzt wird. Das nach ca. 1stdg. Einleiten erhaltene Reaktionsprodukt wird filtriert und destilliert. Die abfiltrierten Kristalle (Bis-Addukt) schmelzen nach Umkristallisieren bei 236°, das Mono-Addukt siedet bei 2 mm zwischen 120–123°. Ausb. 7 %[5].

$C_9H_6Cl_6$	Cl	Ber. 65,1	Gef. 64,8
$C_{14}H_6Cl_{12}$	Cl	Ber. 71,0	Gef. 70,7

$C_9H_6Cl_6$ addiert bei 30° unter UV-Belichtung 2 Cl unter Bildung von $C_9H_6Cl_8$ vom $Sdp._{0,2}$ 144–147°[5].

$C_9H_6Cl_8$ Cl Ber. 71,2 Gef. 71,6; n_D^{23} 1,5769

Allylbromid und Hexachlorcyclopentadien werden 24 Stunden im Rohr auf 120–125° erhitzt. Das aus 70%igem Methanol umkristallisierte Addukt (Tab. 1, lfd. Nr. 14) schmilzt bei 76–78°. Ausb. 90 %[6].

$C_8H_5Cl_6Br$	Ber.	C 24,3 H 1,29
	Gef.	C 24,1 H 1,55

In entsprechender Weise entsteht auch $C_8H_5Cl_7$ vom Schmp. > 50°[5].

Zur Gewinnung des Adduktes der lfd. Nr. 15 werden Hexachlorcyclopentadien und Allylalkohol im Rohr bei 125° 24 Stunden erhitzt. Aus Ligroin 68 % Addukt vom Schmp. 155–165°[6].

$C_8H_6OCl_6$	Cl	Ber. 64,4	Gef. 64,2

Die Addukte der lfd. Nr. 16–17 entstehen durch 30stdg. Erhitzen von cis-Dihaloäthylen mit Hexachlorcyclopentadien im Rohr auf 180°. Ausb. 30 bzw. 7 %, Umkristallisieren aus Methanol.

$C_7H_2Cl_8$	Ber. C 22,7	Gef. C 22,5
	Ber. H 0,51	Gef. H 0,86
$C_7H_2Cl_6Br_2$	Ber. C 18,3	Gef. C 17,9
	Ber. H 0,43	Gef. H 0,77

Gemische aus Tetra-, Penta- und Hexachlorcyclopentadien lassen sich aus Cyclopentadien und alkal. Hypochloritlösung unter geeigneten Bedingungen erhalten, und zwar durch Herabsetzung der OCl'-Konzentration und der Reaktionszeit.

$$C_5H_6 + 6\,OCl' + X\,OH' \rightarrow C_5Cl_6 + (6 + X)\,OH'$$
$$C_5H_6 + 5\,OCl' + X\,OH' \rightarrow C_5HCl_5 + (5 + X)\,OH'$$
$$C_5H_6 + 4\,OCl' + X\,OH' \rightarrow C_5H_2Cl_4 + (4 + X)\,OH'$$

Vgl. auch Mitt. R 11 [1]. Chlorierungsvorschrift ebenda.

[3] Freundlicherweise von Herrn Dr. B. Böttcher zur Verfügung gestellt.

[4] Dessen Konstitution inzwischen aufgeklärt werden konnte: Z. Naturforschg. **14b**, 820 [1959].

[5] Vgl. auch Mh. Chem. **91**, 39 [1960]. Die dort auf S. 39 ausgedruckte Zeile 23 bezieht sich auf eine andere Verbindung und ist zu streichen.

[6] Vgl. auch Mh. Chem. **91**, 47, 44 [1960].

Vorliegende Arbeit wurde im Mai 1948 experimentell abgeschlossen. Sie ist als Manuskript (Umfang 7 Seiten) vervielfältigt und als *Mitt. Physiol. chem. Inst. Bln. R 18, Juni 1948*[7] verteilt worden; auszugsweise vorgetragen am 11. 2. und 14. 3. 1948 in den Chem. Kolloquien der Werke Leuna und Kaustik. Der hier veröffentlichte Text ist identisch mit *Mitt. Physiol. chem. Inst. R 18.* Sämtliche in den Fußnoten gemachten Angaben sind nachgetragen worden. Die hier beschriebenen Versuche sind in den Jahren 1945 bis 1948 im *Institut für Pharmazie und Lebensmittelchemie der Universität Jena* und im *Physiologisch-chemischen Institut der Universität Berlin* ausgeführt worden.

Zusammenfassung

Die Wirksamkeitsdaten von 42 in den Jahren 1945–48 getesteten Addukten aus Poly (hetero) halocyclopentadienen und ungesättigten Verbindungen (M-410-Analogen) werden mitgeteilt. Die Wirksamkeit der beschriebenen Cl-substituierten Dicyclopentadiene kann durch Weiterchlorierung gesteigert werden: Tab. 2, Nr. 20–24, 35.

Summary

Insecticidal tests with 42 Diels-Alder adducts prepared from poly(hetero)-halocyclopentadienes and unsaturated compounds (M 410 analogues) carried out in 1945—48 are reported. The activity of the Cl-substituted dicyclopentadienes mentioned can be increased by further chlorination.

Literatur

(1) R. Riemschneider und A. Kühnl: Zur Chemie von Polyhalocyclopentadienen und verwandten Verbindungen. Herstellung und Konstitution von M 410 und -Analogen, Mitt. Physiol. chem. Inst. R 11, Okt. 1947. Vgl. auch Mh. Chem. **86**, 879 [1955]; Ref. Chem. Abstr. **49**, 8216. Ferner Mitt. R 8, März 1947 = Pharmaz. **3**, 115 [1948]; Ref. Chem. Abstr. **48**, 2973 und Chem. Zbl. 1948 II, 344.

(2) R. Riemschneider: M 410 als Kontakt-Insektizid der Halogenkohlenwasserstoffklasse, Mitt. Physiol. chem. Inst. Bln. R 12, Dez. 1947 und R 16, April 1948. Vgl. auch Pharmazie **3**, 506 [1948] und 9. Beih., 1. Erg.-Bd. zur „Pharmazie" 1949, bes. Tab. 16–18, 21, 30, 34–41 und Chim. et Ind. (Paris) **64**, 695 [1950].

(3) R. Riemschneider: Addukte aus Hexa(hetero)halocyclopentadienen und Benzochinon, Mitt. Physiol. chem. Inst. Bln. R 31, März 1949.

(4) C. Berger und O. Becher: Umsetzung von Hexachlorcyclopentadien mit Olefinen, Z. Naturforschg. **9b**, 684 (1954).

(5) H. E. Ungnade und E. T. McBee: Hexachlorocyclopentadiene, Chem. Rev. **40**, 319 (1958).

(6) R. Riemschneider und E. B. Grabitz: Zur Chemie von Polyhalocyclopentadienen, 17. Mitt.: Umsetzung von Hexachlorocyclopentadien mit ungesättigten Verbindungen, Mh. Chem. **91**, 22–40 (1960).

[7] Zitiert z. B. von C. Berger und Mitarb. [4], von H. E. Ungnade und Mitarb. [5], vom Verfasser, 9. Beih., 1. Erg.-Bd. zur „Pharmazie" 1949, Lit. Nr. 252.

Aus dem Zoologischen Institut Bonn, Direktor: Prof. Dr. R. Danneel
Abteilung: Prof. Dr. H. Wurmbach

Quantitative Untersuchungen über die Bedeutung der Asseln und der Bakterien für die Fallaubzersetzung unter Berücksichtigung der Wirkung künstlicher Düngemittelzusätze

Teil I

Von Anneli Biwer

Mit 15 Abbildungen

A. Einleitung

Für die Ertragsfähigkeit eines Waldbestandes sind die in der jährlich anfallenden Nadel- und Laubstreu vorhandenen Nährstoffe von großer Bedeutung. Die Streu bewirkt eine natürliche Düngung des Waldbodens; mit ihr wird dem Boden ein großer Teil der Nährstoffe wieder zugeführt. Einige Baumarten geben auf diese Weise dem Boden etwa 80% der während eines Jahres entzogenen Menge an bestimmten Nährstoffen zurück (Nommik 1938). Der größte Teil der in der Blattstreu enthaltenen Nährstoffe ist organischer Natur; dies bedeutet, daß erst eine Mineralisierung, d. h. ein Abbau bis zu einfachen, pflanzenaufnehmbaren Verbindungen erfolgen muß, bevor die Nährstoffe für die Pflanzen nutzbar sind. An diesem Umwandlungsprozeß sind sowohl Bodentiere als auch Mikroorganismen beteiligt.

Die Mikroorganismen zersetzen die Blattstreu, wobei sie hochmolekulare organische Stoffe mit Hilfe von spezifischen Enzymen zu einfachen Verbindungen abbauen; der Abbau kann dabei bis zur Mineralisation fortschreiten. Ein Teil der in der Blattstreu enthaltenen Nährstoffe wird zum Körperaufbau verwandt und so über längere Zeit festgelegt.

Auch die Bodentiere verbrauchen einen Teil der Blattsubstanz zur Energiegewinnung und zum Körperaufbau; den restlichen Teil geben sie in Form von Kot ab. Dieser enthält außer den unverdauten Nahrungsstoffen Humusvorstufen und echte Humusstoffe. Meyer (1943) konnte nachweisen, daß die Regenwürmer etwa 50% der aufgenommenen Nahrung — die Nahrung enthielt vor der Verarbeitung durch Regenwürmer 15—18% Humusvorstufen und Huminsäuren — als echte Humusstoffe im Kot ausscheiden. In gleicher Weise stellten Franz und Leitenberger (1948) im Kot zahlreicher anderer Bodentiere eine Anreicherung von Humusstoffen fest, während Dunger (1958) nur nach Verfütterung N-reicher Laubsorten im Kot einen höheren Gehalt an Huminsäuren nachweisen konnte.

Der Kot bietet durch seine chemisch-physikalische Beschaffenheit optimale Lebensbedingungen für koprophage Bodentiere und Mikroorganismen. Diese setzen den Kot weiter um, indem sie ihn zum Teil mineralisieren und zum Teil in echte Humusstoffe umwandeln. Es entsteht so unter aeroben Verhältnissen durch das Zusammenwirken von Bodentieren und Mikroorganismen eine besonders milde Humusform, der sogenannte Mull. Charakteristisch für diesen ist nach KUBIENA (1948), daß mit der Bildung *echter Humusstoffe* eine *schnelle Mineralisierung* einhergeht. Der Mull besteht vorwiegend aus Kotkrümeln; Pflanzenreste mit erkennbaren Zellstrukturen sind kaum anzutreffen. Er erhöht die wasserspeichernde Kraft des Bodens und stellt ein stabiles Bodengefüge mit zahlreichen Hohlräumen dar, in denen sich Bodentiere, Bakterien und Pilze zu voller Tätigkeit entfalten und dadurch eine schnelle Mineralisierung des Bestandesabfalls herbeiführen können.

Die Bedeutung der Bodentiere für die Erschließung der Blattstreu liegt also nicht allein in der Mineralisierung der Streu, sondern auch in der positiven Beeinflussung des Bodengefüges.

Bei *abbauhemmenden Faktoren,* wie Schwerzersetzbarkeit der Streu, antibiotisch wirkenden Stoffen, Staunässe, mangelnder Bodenpufferung etc., durch welche die Tätigkeit der Bodentiere weitgehend ausgeschaltet wird, wie z. B. in Eichen- und Rotbuchenbeständen, verläuft die Humusbildung nicht in Richtung auf Mullbildung. Die Streu wird innerhalb einer Vegetationsperiode nicht vollständig abgebaut, sondern durch das erneut anfallende Laub überlagert. So bilden sich mächtige Streuauflagen, die von Pilzhyphen durchwuchert werden. Der unter diesen Bedingungen entstehende *Rohhumus* ist stark sauer und enthält große Mengen von unzersetzten Pflanzenresten. Er hat einen niedrigen N-Gehalt und nur geringe Sorptionskraft. Seine Bildung bedeutet nicht nur eine unerwünschte Festlegung von Nährstoffen, sondern verhindert infolge der Versäuerung die Entfaltung des für die Umsetzung des Bestandesabfalls wichtigen Bodenlebens.

Von der Zersetzungsgeschwindigkeit des Bestandesabfalls hängt es also ab, ob Mull oder Rohhumus gebildet wird. Die Zersetzungsgeschwindigkeit ihrerseits ist von der Häufigkeit des Vorkommens von Mikroorganismen und insbesondere von Bodentieren abhängig. Daher sind die Bodenorganismen sehr wesentlich für den Nährstoffhaushalt des Waldbodens und damit für die Ertragsfähigkeit eines Waldes. Es ist also wichtig, die Lebensbedingungen und die Arbeitsweise der einzelnen Bodenorganismen näher zu untersuchen, einmal, um den Grad der Beteiligung bei der Aufschließung des Bestandesabfalls festzustellen, zum anderen, um die Möglichkeit einer Aktivierung ihrer Tätigkeit durch künstliche Beeinflussung zu untersuchen.

Im Hinblick auf diese beiden Gesichtspunkte wurde die vorliegende Arbeit angelegt, wobei von den Bodentieren bestimmte Asselarten als Versuchstiere Verwendung fanden.

Es wurden quantitative Untersuchungen über die Menge der von Asseln ausgeschiedenen Kotkrümel, der verbliebenen Restnahrung und im Vergleich dazu über die quantitativen Wirkungen der an den Blättern lebenden Bakterien und Pilze durchgeführt. Im einzelnen galt es dabei, bestimmende Faktoren der Nahrungsauswahl der Asseln sowie der Zersetzungstätigkeit der Bakterien und Pilze aufzuzeigen. Auch fand dabei die Frage Berücksichtigung, wieweit die Asseln die aufgenommene Nahrung aufschließen. Ferner

wurde die Wirkung von Mineralstoffdüngern auf das Mikroorganismenleben und auf die Fraßtätigkeit der Asseln untersucht.

Für die Überlassung eines Arbeitsplatzes danke ich dem Direktor des Zoologischen Institutes, Herrn Prof. Dr. R. Danneel. Ganz besonders aber danke ich Herrn Prof. Dr. H. Wurmbach für die Anregung und die dauernde Förderung der Arbeit sowie für die stete Hilfsbereitschaft.

B. Material und Methode

Asseln eigneten sich unter den Bodentieren besonders gut zur Bestimmung der die Fraßtätigkeit der Tiere beeinflussenden Faktoren. Die Häufigkeit ihres Vorkommens gewährleistete eine Durchführung der Versuche auf breiter Basis, da stets genügend Tiermaterial vorhanden war. Ein günstiger Faktor für Züchtungsversuche war ihre Anspruchslosigkeit in bezug auf Nahrung und Lebensbedingungen.

Als Versuchstiere dienten folgende Asselarten: *Porcellio scaber, Oniscus asellus, Armadillidium vulgare* und aus Dalmatien *Armadillidium pallasii frontirostre.*

Die Asseln wurden in Glasaquarien, deren Boden mit feuchter Erde bedeckt war, untergebracht und mit Laub und Kartoffelscheiben gefüttert.

Zum Ansetzen der Versuche dienten möglichst gleichgroße Tiere, wobei darauf geachtet wurde, daß sich bei Weibchen – da ihre Fraßtätigkeit vor der Eiablage besser entwickelt ist – unter den Brutplatten keine Eier befanden. Die Asseln wurden jeweils 24 Stunden vor Ansetzen eines Versuches auf feuchtes Filtrierpapier gebracht, damit sie keine Nahrung mehr zu sich nehmen konnten; Vorversuche hatten ergeben, daß Filtrierpapier in dieser Zeit nicht angefressen wird. Auch nach Beendigung des Versuches wurden sie 24 Stunden ohne Futter gehalten, so daß die innerhalb der Versuchszeit aufgenommene Nahrung noch abgebaut und der Kot mit erfaßt werden konnte.

Voraussetzungen für die Fütterungsversuche waren gleichbleibende Temperatur, die durch die annähernd konstante Zimmertemperatur von 17–20° C gewährleistet war, sowie gleichbleibender Feuchtigkeitsgehalt der Nahrung, der mit Hilfe der folgend beschriebenen Feuchtigkeitskammer sichergestellt wurde. Versuche in Petrischalen erwiesen sich als ungeeignet, da die Sauerstoffzufuhr für mehr als 10 Tiere zu gering war und da die zur Nahrung bestimmten feucht gehaltenen Blätter aus gleichem Grunde bald schimmelten.

Es wurden daher 4 cm hohe offene Glasschalen mit einem Durchmesser von 8 cm verwandt, in die je 30 Asseln mit 500 mg Blattsubstanz gebracht wurden. Die Blätter wurden mit Wasser angefeuchtet. Vorversuche hatten erwiesen, daß durch die Zugabe von 1 cm^3 Wasser zu 500 mg Blattsubstanz ein für die Fraßtätigkeit der Asseln optimaler Feuchtegehalt erreicht werden konnte. Um dieses Feuchteoptimum zu erhalten, wurden die Glasschalen in einem Flachaquarium (50 × 50 × 20 cm) in halber Höhe über dem Wasserspiegel auf eine Glasscheibe gestellt. Eine das Flachaquarium abdeckende Glasplatte ließ durch einen schmalen Spalt genügend Luft einströmen, verminderte aber gleichzeitig die Verdunstung des bodenbedeckenden Wassers. Geringe Mengen von Kondenswasser, die sich im Laufe der Zeit bildeten, konnten durch leichte Schrägstellung des Flachaquariums abgeleitet werden. Auf diese Weise wurde versucht, für die Asseln optimale Lebensbedingungen herzustellen.

Nach 4 Versuchstagen wurden die von den jeweiligen Versuchstieren gebildeten Kotkrümel sorgfältig von den verbliebenen Blatteilen getrennt und die Trockensubstanz des Kotes und des Blattrestes bestimmt. Um den Schwund der Blattsubstanz errechnen zu können, war es erforderlich, den Trockensubstanzgehalt der jeweiligen Blattart zu bestimmen. Zur Einhaltung natürlicher Versuchsbedingungen – die Asseln fressen stark getrocknete Blätter sehr ungern – mußte dieser von einer nicht zum Fütterungsversuch gelangenden Blattmenge ermittelt werden.

Die Atemgröße der Asseln wurde nach der von den Tieren abgegebenen CO_2-Menge bestimmt. Die CO_2-Messungen erfolgten nach der Methode von Isermeyer (1952), mit deren Hilfe es möglich war, den Atmungsverlauf über einen beliebig langen Zeitraum zu verfolgen und Atmungskurven in Abhängigkeit von der Zeit aufzustellen. Außerdem

konnten Feuchtigkeit, Sauerstoffgehalt und Durchlüftung als die Atemgröße entscheidend beeinflussende Faktoren konstant gehalten werden. Hierzu wurden in die vorseitig beschriebenen Glasschalen 10 Asseln mit 100 mg angefeuchtetem Filtrierpapier gegeben. Sodann wurden die Schalen an einem Drahtgestell in Rillengläser von 1000 cm^3 Inhalt eingehängt. Die Gläser wurden nach Einpipettieren von 20 ml Barytwasser durch eine Klammer fest verschlossen.

Zur Bestimmung des Blindwertes wurde die gleiche Versuchsanordnung ohne Asseln, nur mit Filtrierpapieranlage getroffen. Nach 24 Stunden wurde die nicht zur Bindung des gebildeten CO_2 verbrauchte Barytlauge mit n/10 Salzsäure zurücktitriert. Von dem Ergebnis der Titration wurde der Blindwert abgezogen, der den CO_2-Gehalt der Luft in den Gläsern, die CO_2-Abgabe des Filtrierpapiers und die CO_2-Aufnahme während des Einpipettierens angab. Der Verbrauch an Barytwasser durch CO_2-Bindung gab nach Multiplikation mit einem Umrechnungsfaktor die in 24 Stunden gebildete CO_2-Menge in mg an.

Nach gleicher Methode wurde die von Mikroorganismen gebildete CO_2-Menge bestimmt. Es wurde dabei die von Pilzen abgegebene CO_2-Menge unberücksichtigt gelassen, indem die von den Mikroorganismen gebildete CO_2-Menge als CO_2-Abgabe durch Bakterien angegeben wurde. Die CO_2-Abgabe der Bakterien verläuft nach Versuchen von Feher (1934) annähernd parallel ihrer Anzahl. Da die Zahl der Bakterien bei leicht abzubauender Substanz besonders hoch ist, kann man aus der Größe der CO_2-Abgabe zugleich auf die Zersetzbarkeit der Blattstreu schließen (vergl. Stoklosa und Doerell 1926, Waksman 1930, Weissenberg 1944). Zur Bestimmung der Bakterientätigkeit auf den Blättern und im Kot wurden 500 mg Blattsubstanz bzw. Kot in die Glasschalen gebracht. Die Blätter wurden mit 1 cm^3 Wasser angefeuchtet, zum Kot wurde bis zur maximalen Sättigung Wasser zugegeben.

C. Asseln und ihr Beitrag zur Streuzersetzung

I. Lebensweise der Asseln

1. Vorkommen

Aus der Vielfalt der Asselarten wurden nur die häufig vorkommenden, *Porcellio scaber, Armadillidium vulgare* und *Oniscus asellus,* berücksichtigt und in folgenden Biotopen untersucht: Nadelwald, Eichen-, Rotbuchen-, Birken- und Haienbuchenbeständen sowie Erlenbrüchen.

Die Asseln bevorzugen die oberen und mittleren Streuschichten, insbesondere im nächsten Umkreis eines Baumes. Bei dem Vorhaben, ihr Vorkommen mengenmäßig zu erfassen, wurden daher die obersten Laubschichten mehrerer Probeflächen von je 1 m^2 vorsichtig entfernt und die Asseln aus den darunterliegenden Streuschichten eingefangen. Sie wurden dabei vorwiegend in Ansammlungen angetroffen, die sich unregelmäßig über den Waldbestand verteilten. Es handelte sich jedoch nicht um zufällige Ansammlungen im Sinne einer Assoziation. Vielmehr leben die Asseln in Gesellschaften, die ihren Lebensraum geschlossen wechseln.

Die unregelmäßige Verteilung der Asselgesellschaften und deren Ortsveränderungen riefen bei den Untersuchungen große Unterschiede in der Besatzdichte hervor: z.B. wurde auf 10 Probeflächen von je 1 m^2 desselben untersuchten Waldbodens kein einziges Exemplar gefunden, andererseits konnten auf einem einzelnen Quadratmeter mehr als 400 Tiere ausgezählt werden. Auch Frenzel (1936), Franz (1942) und Gunhold (1954) stellten auf Grund ihrer Untersuchungen fest, daß die Besatzdichte im Abstand von wenigen Metern großen Schwankungen unterliegen kann. *Daher läßt sich bei der Untersuchung nur weniger Probeflächen keine quantitative Angabe*

über das Vorkommen der Asseln in einem größeren Bestand machen. Als Zeigerwert für die Besatzdichte kann man jedoch mit Hilfe zahlreicher Stichproben einen Überblick über die Besiedlungsstärke eines Waldbestandes gewinnen.

Ein Vergleich zwischen dem Vorkommen der Asseln in verschiedenen Wäldern zeigte, daß der jeweilige Baumbestand bestimmend für die Besatzdichte ist (s. auch Ulrich 1933 und Thiele 1956).

Während in Nadel- und Eichenwald keine Asseln gefunden wurden, kamen in Rotbuchenbeständen *Armadillidium vulgare* und *Oniscus asellus* vereinzelt vor, in Birken- und Hainbuchenwäldern dagegen waren sie ebenso wie *Porcellio scaber* häufig anzutreffen. Vorherrschend – jedoch in den unzersetzten, sehr feuchten Laubschichten der Birken- und Hainbuchenbestände — waren außerdem *Ligium hypnorum* und *Hyloniscus riparius.* Diese Arten spielen bei der Streuzersetzung eine große Rolle, da sie besonders die Laubschichten bevorzugen, die von den meisten anderen Bodentieren wegen zu großer Feuchtigkeit gemieden werden. *Ligium* und *Hyloniscus* erwiesen sich jedoch wegen ihrer geringen Größe als ungeeignet für die durchzuführenden quantitativen Fütterungsversuche. Die an Arten und Individuen reichhaltigste Besiedlung wiesen Erlenbrüche auf. Hier wurden unter anderen, nicht untersuchten Arten sowohl *Porcellio scaber* und *Oniscus asellus,* als auch *Armadillidium vulgare, Ligium hypnorum* und *Hyloniscus riparius* sehr häufig angetroffen.

Die aufgeführten Asselarten stellen verschiedene Ansprüche an den Lebensraum. *Oniscus asellus* liebt feuchte Stellen und kommt häufig an der Unterseite von Steinen, unter Baumrinde oder in vermoderndem Holz vor. *Armadillidium vulgare* bevorzugt vorwiegend trockene Plätze, wie die obersten Laubschichten; manchmal ist es aber auch in nassen Streulagen anzutreffen. *Porcellio scaber* stellt keine bestimmten Anforderungen an den Feuchtigkeitsgehalt seiner Umgebung und kommt an beiden von den anderen Arten bevorzugten Plätzen vor. Alle drei Arten wurden mit Käfern folgender Gattungen angetroffen: *Carabus, Notiophilus, Dyschirius, Bembidium, Ocys, Poecilus, Pterostichus, Amara, Harpalus, Agonum, Tachinus* und *Nebria. Idiochroma dorsalis (Carabidae)* wurde auffallend häufig und in großer Zahl mit den drei angegebenen Asselarten vergesellschaftet vorgefunden.

Die Untersuchungen über das Vorkommen der Asseln wurden zu verschiedenen Jahreszeiten angestellt. Für *Porcellio scaber* ließ sich im Winter eine durch Kälteeinwirkung bedingte Abwanderung in tiefere Erdschichten feststellen. Der untersuchte Erlenbestand, der sich längs eines Wassergrabens erstreckte, wies im Herbst in den oberen Laubschichten große *Porcellio*-Gesellschaften auf, die sich in mehreren Schichten ringförmig um die Baumstämme gelagert hatten. Bei Einbruch der Kälte suchten die Tiere die tiefer gelegenen Erdschichten auf und bezogen als neuen Lebensraum schmale, durch Absinken der Grabenwand entstandene Horizontalspalten, die 10—15 cm in die Erde reichten und sich nach innen zu napfförmig erweiterten. Oberflächlich waren diese Spalten durch die Grasnarbe verdeckt.

Bei anderen Probeentnahmen in einem Erlenbruch wurde bei Kälteeinbruch eine Vertikalabwanderung von *Porcellio scaber* beobachtet. In diesem Falle hatten sich die Asseln zwischen den Wurzeln von Grasbüscheln klumpenförmig zusammengeballt. Bei den Probeentnahmen wurden auffallend viele Jungtiere angetroffen, deren Vorkommen Rückschlüsse auf eine ungewöhnlich späte Herbstbrut zulassen.

In den Winterquartieren lebten die Asseln vergesellschaftet mit *Idiochroma dorsalis*.

Die in 10—15 cm Tiefe befindlichen Wohnräume bieten den Tieren jedoch nur während eines milden Winters Schutz. Den strengen Winter 1955/56 überstanden nur die in den untersten Schichten einer Kolonie überwinternden Asseln. Fritsche (1934) bezeichnet *Porcellio scaber* als kältehart und lehnt eine jahreszeitlich bedingte Abwanderung in tiefere Erdschichten auf Grund seiner Untersuchungen ab. Dies steht im Gegensatz zu meinen Beobachtungen und mag auf nicht näher untersuchte Biotopunterschiede zurückzuführen sein. *Armadillidium vulgare* konnte im Winter nur vereinzelt in den untersten Laubschichten angetroffen werden. Es ist anzunehmen, daß es auch den Winter in tieferen Erdschichten überdauert.

Oniscus asellus wurde im Winter unter großen Steinen und unter Baumrinde gefunden, also an Plätzen, an denen er sich im Sommer gewöhnlich aufhält.

2. Vermehrung

Die erste mit *Porcellio scaber* und *Armadillidium vulgare* angestellte Versuchsreihe diente der Feststellung der Vermehrungsrate. Nur bei hoher Vermehrungsrate ist die für die schnelle Streuzersetzung notwendige Besatzdichte gewährleistet.

Zur Zeit der Fortpflanzung wurden die Weibchen, unter deren Brutplatten Eier sichtbar waren, in Petrischalen isoliert beobachtet. Von den je 100 Weibchen wurden die Jungen ausgezählt. Es ergab sich für *Porcellio scaber* ein Mittelwert von 30 Jungtieren (Maximalwert 52, Minimalwert 10) und für *Armadillidium vulgare* ein Mittelwert von 82 Jungtieren (Maximalwert 154, Minimalwert 34). Wächtler (1937) gibt für *Porcellio scaber* 60–80 Eier und für *Armadillidium vulgare* 100 Eier an. Daß sich nicht alle Eier zu Jungasseln entwickeln, war zu erwarten, da die Zahl der Eier größer als die der geschlüpften Jungtiere war. *Porcellio scaber* wies zwei Brutperioden, und zwar im März und Juli, *Armadillidium vulgare* dagegen nur eine im Juli auf. Diese Beobachtung schließt aber nicht aus, daß *Porcellio* unter Umständen eine dritte Generation zur Entwicklung bringt. So konnte Verhoeff (1920) in seinen Versuchen für *Porcellio scaber* drei Brutperioden feststellen. Auch unter natürlichen Bedingungen wurde bei winterlichen Probeentnahmen eine auffallend große Anzahl von Jungtieren angetroffen,die in Verhoeffs Sinn auf eine sehr späte Brut hinwies.

Die im Laboratorium gezüchteten Jungasseln von *Porcellio scaber* waren nach einem Jahr fortpflanzungsfähig. Ihre Vermehrungsrate war aber geringer als die der älteren Versuchstiere. Der Mittelwert betrug 23 Jungtiere (Maximalwert 28, Minimalwert 13). Die Jungasseln von *Armadillidium vulgare* dagegen waren nach einem Jahr noch nicht fortpflanzungsfähig; sie waren im Vergleich zu den Jungasseln von *Porcellio scaber* in der Größe zurückgeblieben und auch wesentlich kleiner als die ausgewachsenen Tiere von *Armadillidium vulgare*.

II. Streuabbau durch Asseln

1. Auswahl der Nahrung

Die zweite Versuchsreihe suchte die Frage zu klären, welche Nahrung die Asseln aufnehmen. Dabei wurde festgestellt, daß die drei untersuchten Arten, *Porcellio scaber, Armadillidium vulgare* und *Oniscus asellus* Cellulose (in Form von Filtrierpapier), Haferflocken und frischen grünen Bestandsabfall auch nach drei Tagen unberührt ließen, Koniferennadeln nur in sehr geringen Mengen annahmen, dagegen Kartoffelscheiben, verpilztes Holz und Fallaub im allgemeinen gerne fraßen. Da im Wald Fallaub offensichtlich die Hauptnahrungsquelle der Asseln darstellt, wurde mit Hilfe eines Selektionsversuches festgestellt, welche Blattarten bevorzugt werden.

Es wurden je zwei angefeuchtete Blätter von *Haselnuß, Erle, Birke, Pappel, Linde, Ulme, Ahorn, Weißbuche, Rotbuche* und *Eiche* zusammen in eine große Flachschale gelegt und dazu 100 *Porcellio scaber* gesetzt. Am ersten Tag befanden sich alle Tiere auf und unter den Haselnuß- und Erlenblättern, die entsprechend starke Fraßspuren aufwiesen. Auch am zweiten Tag waren die Haselnuß- und Erlenblätter stark besetzt, aber die Birken- und Pappelblätter zeigten ebenfalls schon Fraßspuren. Am dritten Tag waren die Haselnuß- und Erlenblätter bis auf die Haupt- und Nebenrippen aufgefressen worden; die Birken-, Pappel- und Lindenblätter wiesen ebenfalls sehr starke Fraßspuren auf. Am vierten Tag wurden von den restlichen Blattarten Ulme, Ahorn und Weißbuche angefressen; nur die Rotbuchen- und Eichenblätter waren auch jetzt noch unberührt.

Im Wahlversuch ergab sich für frisches Fallaub also folgende Reihe: Haselnuß, Erle, Pappel, Linde, Ulme, Ahorn, Weißbuche, Rotbuche und Eiche.

2. Quantitative Untersuchungen über den Blattverbrauch durch Porcellio scaber und Armadillidium vulgare

Das besondere Ziel der nun folgenden Untersuchungen war, den unterschiedlichen Nahrungsverbrauch von *Porcellio* und *Armadillidium* sowie die Abhängigkeit der aufgenommenen Laubmenge von der jeweiligen Laubart festzustellen. Dabei wurden für die Fütterungsversuche folgende Laubarten verwandt: *Corylus avellana, Alnus glutinosa, Betula pendula, Populus nigra, Tilia cordata, Ulmus carpinifolia, Acer platanoides, Carpinus betula* und *Fagus silvatica.* Jede der angeführten Blattarten wurde an *Porcellio scaber* verfüttert, und zwar wurden je Blattart 10 Schalen mit je 30 Tieren und 500 mg Blättern, ausgewählt nach gleicher Größe und Festigkeit, zu Fütterungsversuchen angesetzt. Nach vier Versuchstagen wurde die Trockensubstanz des Kotes und der verbliebenen Nahrung bestimmt. In Tabelle 1 sind die Menge der Blatteinwaage, des Blattrestes und der Exkremente in Gramm Trockensubstanz (g Tr.) angegeben. Aus der Gewichtsdifferenz zwischen Blatteinwaage und Blattrest plus Exkrementen wurde der Blattsubstanzschwund errechnet.

Analog zu den Fütterungsversuchen mit *Porcellio scaber* wurde eine zweite Versuchsreihe mit *Armadillidium vulgare* durchgeführt. Die Ergebnisse sind aus Tabelle 2 ersichtlich.

Ein Vergleich der Tabellen 1 und 2 zeigt, daß bei der Nahrungsauswahl

in qualitativer Hinsicht zwischen *Armadillidium vulgare* und *Porcellio scaber* nur geringe Unterschiede bestehen. *Armadillidium vulgare* unterscheidet sich von *Porcellio scaber* lediglich durch die Bevorzugung von Pappel- vor Birkenblättern und von Rotbuchen- vor Ahornblättern. Auf die mutmaßlichen Gründe der unterschiedlichen Nahrungswahl beider Arten wird später noch eingegangen.

Tabelle 1

Quantitativer Fütterungsversuch mit 300 Porcellio scaber; Versuchsdauer 4 Tage

Blattart	Blatteinwaage in g Tr.	Blattrest in g Tr.	Exkremente in g Tr.	Exkremente in % der Blatteinwaage	Blattsubstanzschwund in g Tr.	Blattsubstanzschwund in % der Blatteinwaage
Corylus avellana	4,662	1,730	2,177	46,70	0,755	16,19
Alnus glutinosa	4,630	2,046	1,874	40,48	0,710	15,33
Betula pendula	4,640	3,037	1,170	25,22	0,433	9,33
Populus nigra	4,650	3,608	0,617	13,27	0,425	9,14
Tilia cordata	4,560	3,564	0,600	13,16	0,396	8,68
Ulmus carpinifolia	4,640	3,648	0,475	10,24	0,517	11,14
Acer platanoides	4,625	3,690	0,383	8,28	0,552	11,94
Carpinus betula	4,622	3,864	0,377	8,16	0,381	8,24
Fagus silvatica	4,625	4,109	0,331	7,16	0,185	4,00

Tabelle 2

Quantitativer Fütterungsversuch mit 300 Armadillidium vulgare; Versuchsdauer 4 Tage

Blattart	Blatteinwaage in g Tr.	Blattrest in g Tr.	Exkremente in g Tr.	Exkremente in % der Blatteinwaage	Blattsubstanzschwund in g Tr.	Blattsubstanzschwund in % der Blatteinwaage
Corylus avellana	4,662	0,659	3,527	75,65	0,476	10,21
Alnus glutinosa	4,630	0,956	3,165	68,36	0,509	10,99
Populus nigra	4,650	1,692	2,630	56,56	0,328	7,05
Betula pendula	4,640	2,019	2,316	49,91	0,305	6,57
Tilia cordata	4,560	2,730	1,540	33,77	0,290	6,36
Ulmus carpinifolia	4,640	3,123	1,069	23,04	0,448	9,66
Fagus silvatica	4,625	3,664	0,831	17,97	0,130	2,81
Carpinus betula	4,622	3,863	0,467	10,10	0,292	6,32
Acer platanoides	4,625	3,630	0,448	9,69	0,547	11,83

Anders verhalten sich die beiden Arten bezüglich der Menge der jeweils aufgenommenen Nahrung, ersichtlich aus der abgegebenen Kotmenge, die bei *Armadillidium* wesentlich größer ist als bei *Porcellio*. Während bei *Armadillidium* 75,65 % der eingewogenen Haselnußblätter (Tr.-Subst.) in Kot umgewandelt wurden, waren es bei *Porcellio* nur 46,7 %. Der höhere Nahrungsverbrauch bei *Armadillidium* hängt mit der unterschiedlichen Körpergröße der beiden Asselarten zusammen.

Bezieht man aber die Kotmenge auf 10 g Körpergewicht der Asseln, so zeigt sich, daß diese bei *Porcellio* wesentlich größer ist als bei *Armadillidium* (s. Tab. 3). Das durchschnittliche Körpergewicht von 100 *Porcellio scaber*, nach gleicher mittlerer Größe ausgesucht, beträgt 3,266 g, das von 100 *Armadillidium vulgare* 13,230 g.

Tabelle 3

Kotmenge und Blattsubstanzschwund bei Porcellio scaber und Armadillidium vulgare, bezogen auf 10 g Körpergewicht; Versuchsdauer 4 Tage

Blattart	Kotmenge in g		Kotmenge in % der Blatteinwaage		Blattsubstanzschwund in g	
	Arm	Porc.	Arm.	Porc.	Arm.	Porc.
Corylus avellana	0,89	2,22	19,06	47,66	0,12	0,77
Alnus glutinosa	0,80	1,91	17,22	41,31	0,13	0,72
Betula pendula	0,58	1,19	12,55	25,73	0,07	0,44
Populus nigra	0,66	0,63	14,28	13,54	0,08	0,43
Tilia cordata	0,39	0,61	8,51	13,43	0,07	0,40
Ulmus carpinifolia	0,27	0,48	5,80	10,45	0,11	0,53
Acer platanoides	0,11	0,39	2,44	8,45	0,14	0,56
Carpinus betula	0,12	0,38	2,55	8,32	0,07	0,39
Fagus silvatica	0,21	0,34	4,53	7,30	0,03	0,19

Wie aus Tabelle 3 hervorgeht, ist ungefähr die doppelte Gewichtsmenge von *Armadillidium* gegenüber *Porcellio* erforderlich, um die gleiche Menge Kot abzugeben.

Aus der Kotmenge und der Menge verbrauchter Blattsubstanz läßt sich ein durchschnittlicher Wert der von den Asseln umgesetzten Laubmenge errechnen. Danach setzen 10 g *Porcellio scaber*, das sind 306 Tiere, innerhalb von vier Tagen 3 g Haselnußlaub (Tr.-Subst.) um, eine Menge, die 30% ihres Körpergewichtes ausmacht. Auf einen Monat bezogen werden 22,5 g Blattrockensubstanz umgesetzt, eine recht beträchtliche Menge, zumal es sich um frischen Bestandsabfall handelt, der von Bakterien noch nicht vorzersetzt ist. 10 g von *Armadillidium vulgare*, das sind 76 Tiere, fressen in einer Zeit von vier Tagen dagegen nur 1 g Haselnußblätter (Tr.-Subst.), das sind 10% ihres Körpergewichts.

Zu dem gleichen Ergebnis, daß leichtere Tiere im Verhältnis zu ihrer Körpermasse mehr Nahrung benötigen als schwerere, daß der Nahrungsverbrauch also mit Zunahme der Oberfläche steigt, kamen VAN DER DRIFT (1951, zit. TISCHLER 1955) sowie DUDICH, BALOGH und LOKSA (1952) für Diplopoden der Waldstreu. Auch VOLZ (1954) stellte bei Bodentieren eine Abhängigkeit der Intensität des Stoffwechsels von der Größe ihrer Körperoberfläche fest.

Entsprechend den Verhältnissen bezüglich der aufgenommenen Blattmenge ist bei *Porcellio scaber* auch die an der CO_2-Abgabe gemessene Atmungsgröße — auf gleiche Tierzahl bezogen — kleiner, auf gleiches Gewicht bezogen größer als bei *Armadillidium vulgare* (s. Tab. 4).

Tabelle 4

Atemgröße von Porcellio scaber und Armadillidium vulgare, gemessen an der CO_2-Abgabe

	CO_2-Abgabe in mg je Tier		CO_2-Abgabe in mg je 10 g Körpergewicht	
	24 Std.	1 Std.	24 Std.	1 Std.
Porcellio scaber	0,600	0,025	186,48	7,77
Armadillidium vulgare	1,164	0,046	86,64	3,61

Zur Bestimmung der Atemgröße wurden jeweils 10 ausgesucht große Tiere verwandt.

Nach Versuchen von Bornebusch (1932) zeigte sich bei Bodentieren eine Abhängigkeit der Atemgröße von ihrer Oberfläche. Will (1952) untersuchte die Atemgröße unter anderem an Landasseln. Sie stellte fest, daß bei Asseln mit «weißen Körpern» als Atemorgane, wie *Porcellio scaber,* deren aktive Oberfläche zum größten Teil im Körperinnern liegt, die Atmung von der Oberfläche und dem Gewicht der Tiere abhängig ist.

Der in den Tabellen 1, 2 und 3 angegebene Blattsubstanzschwund setzt sich zusammen aus:

1. Veratmung durch Asseln.
2. Veratmung durch Bakterien des Laubes.
3. Veratmung durch Bakterien des Kotes.
4. Verbrauch für den Körperaufbau der Asseln und Bakterien.

Es läßt sich daher nicht der gesamte Blattsubstanzschwund auf den Eigenverbrauch der Tiere zurückführen, wie es Franz (1948), Dudich, Balogh und Loksa (1952) tun. Eine Trennung des durch Bakterientätigkeit und des durch Eigenverbrauch der Asseln verursachten Substanzschwundes ist nicht durchführbar: der Substanzverbrauch infolge Veratmung durch Bakterien und Pilze des Blattrestes und des Kotes ist nicht bestimmbar, da die Menge des Blattrestes und des Kotes zu jedem Zeitpunkt eine andere ist. Wie Tabellen 1 und 2 zeigen, ist bei *Porcellio* der Blattsubstanzschwund stärker, da einmal die Blattrestmenge und damit die Veratmung durch Bakterien höher ist und zum anderen *Porcellio* einen größeren Eigenverbrauch aufweist.

Der Blattsubstanzschwund gibt z. T. auch die Ausnutzbarkeit der Laubstreu durch Asseln und Bakterien an. Diese geht annähernd parallel mit ihrer Beliebtheit.

3. Bestimmende Faktoren der Nahrungsauswahl

a. Nährstoffgehalt

Wittich (1953) beobachtete, daß die Fraßtätigkeit der *Regenwürmer* sehr rege ist bei eiweißreichen Laubsorten, wie Haselnuß, Holunder, Erle und Kanadischer Pappel; das gleiche stellte Schmidt (1952) für den Blattfraß von *Diplopoden* fest.

Nach Untersuchungen von Lyford (1943), der die Fraßtätigkeit von *Diplopoden* beobachtete, spielt dagegen der Ca-Gehalt der Blätter eine bedeutende Rolle. So wurden Laubsorten mit einem Ca-Gehalt zwischen 1,88 % und 2,78 %, wie *Tilia americana, Acer pennsylvanicum, Ulmus americana* und *Carya ovata* anderen Streusorten mit niedrigerem Ca-Gehalt vorgezogen. Zu dem gleichen Untersuchungsergebnis kam Verhoeff (1928). Auch Wittich (1953) stellte bei *Regenwürmern* außer der Bevorzugung N-reicher Blattarten eine Vorliebe für Ca-reiche Streu von *Prunus padus, Sorbus torminalis* und *Viburnum opulus* fest. Kalk scheint nach Wittich (1953) aber nicht als Nährstoff, sondern vielmehr als Geschmackstoff die Fraßtätigkeit zu fördern.

Zur Bestimmung der Faktoren, die die Nahrungsauswahl der Asseln beeinflussen, wurde zunächst der Gehalt der Blätter an Nährstoffen bestimmt. Die zur Untersuchung vorgesehenen Blattarten wurden unmittelbar nach dem Laubfall im Botanischen Garten gesammelt und getrocknet. Von den getrockneten Blättern wurden die Stiele entfernt, da diese in der Regel von den Asseln nicht gefressen werden, und zudem nach Wittich (1953) der N-Gehalt der Blätter fast um das Doppelte höher, der CaO-Gehalt dagegen etwas niedriger ist als derjenige der Blattstiele. Die quantitative Untersuchung der Laubsorten auf ihren Gehalt an N, P_2O_5, K_2O, CaO und C wurde

vom Landwirtschaftlichen Untersuchungsamt Bonn durchgeführt. Tabelle 5 zeigt die Ergebnisse der Blattanalyse auf.

Tabelle 5

Nährstoffgehalt verschiedener Laubarten

Laubart	N % Tr.	P_2O_5 % Tr.	K_2O % Tr.	CaO % Tr.	C % Tr.	C : N
Alnus glutinosa	2,92	0,38	0,60	3,00	55,6	19,0 : 1
Corylus avellana	1,87	0,34	1,20	2,64	52,1	27,8 : 1
Populus nigra	1,47	0,34	1,12	4,00	55,2	37,5 : 1
Ulmus carpinifolia	1,11	0,34	1,54	3,68	51,4	46,3 : 1
Betula pendula	1,11	0,90	1,10	3,40	60,5	54,5 : 1
Tilia cordata	1,08	0,30	0,32	3,60	53,6	49,6 : 1
Carpinus betula	1,04	0,40	0,64	1,76	52,0	50,0 : 1
Fagus silvatica	1,01	0,24	0,23	2,20	60,1	59,5 : 1
Acer platanoides	0,82	0,23	1,35	3,30	50,3	61,3 : 1

Zur Klärung der Frage, ob die von Schmidt (1952) bei Diplopoden und von Wittich (1953) bei Regenwürmern beobachtete Vorliebe für eiweißreiche Blätter ebenfalls für Asseln zutrifft, wurde die von *Porcellio scaber* aufgenommene Laubmenge mit dem N-Gehalt der verfütterten Blattarten verglichen. Aus der Differenz der Trockensubstanz der Blatteinwaage und der des Blattrestes ließ sich der durchschnittliche Blattverzehr der Versuchstiere errechnen. Abbildung 1 veranschaulicht das unterschiedliche Mengenverhältnis der von *Porcellio scaber* während eines gleichen Zeitraums aufgenommenen einzelnen Laubarten und gibt zugleich den prozentualen N-Gehalt der Blätter an. Dabei zeigt sich, daß bei einigen Laubarten eine positive Korrelation zwischen dem N-Gehalt der Blätter und der von den Asseln aufgenommenen Laubmenge besteht. So wurden von den Asseln die N-reicheren Haselnuß- und Erlenblätter den anderen Blattarten vorgezogen. Die Laubarten, die in ihrem N-Gehalt wenig differieren, wie Ulme, Linde und Weißbuche, wurden von *Porcellio scaber* auch in annähernd gleichen Mengen gefressen. Die aufgenommene Laubmenge verhält sich dagegen *nicht* proportional zu ihrem N-Gehalt bei Haselnuß-, die den Erlenblättern, bei Birken-, die den Pappelblättern und bei Ahorn-, die den N-reicheren Rotbuchenblättern vorgezogen wurden.

Die Haselnuß- besitzen aber gegenüber den Erlenblättern und die Ahorngegenüber den Rotbuchenblättern einen höheren K_2O-, die Birkenblätter gegenüber den Pappelblättern einen höheren P_2O_5-Gehalt. Die naheliegende Vermutung, daß dieser hohe K_2O- bzw. P_2O_5-Gehalt die Fraßtätigkeit der Asseln anregt, wird jedoch nach Tabelle 5 für die anderen Laubarten nicht bestätigt. In gleicher Weise wie *Porcellio scaber* bevorzugte auch *Armadillidium vulgare* die N-ärmeren Haselnußblätter gegenüber den N-reicheren Erlenblättern. Bei den übrigen Blattarten verlief die von *Armadillidium vulgare* aufgenommene Laubmenge im Gegensatz zu *Porcellio scaber* parallel zu dem N-Gehalt (s. Tabelle 2).

Die von Wittich (1953) bei Regenwürmern und von Verhoeff (1928) sowie Lyford (1943) bei Diplopoden festgestellte Vorliebe für Ca-reiche Laubstreu trifft nach meinen Beobachtungen für Asseln nicht zu. Dies mag auf dem andersartigen Stoffwechsel der Asseln im Vergleich zu dem der Re-

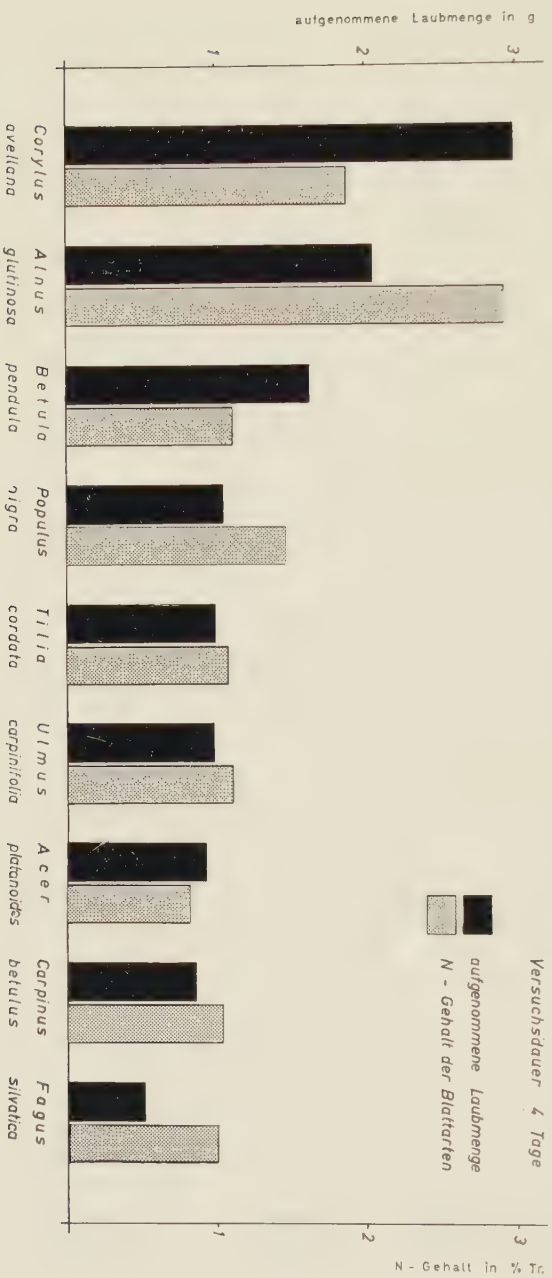


Abb. 1. Von 300 *Procellio scaber* aufgenommene Laubmenge bei Verfütterung verschiedener Blattarten mit Angabe deren prozentualen N-Gehaltes; Versuchsdauer 4 Tage

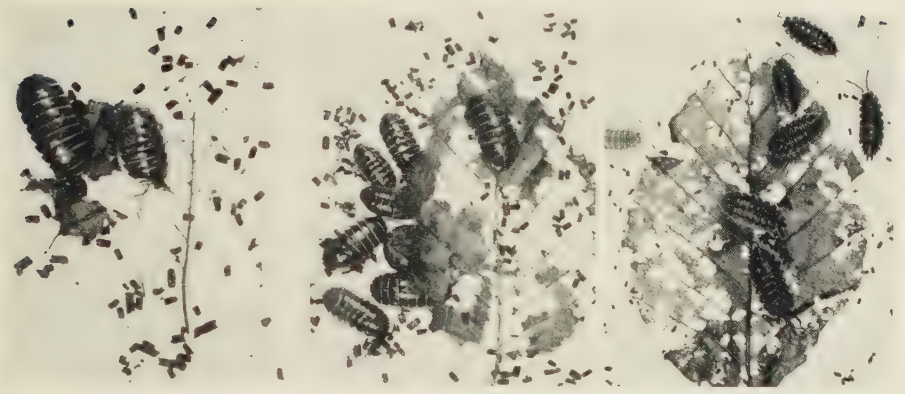
genwürmer und Diplopoden beruhen, welche als kalkliebende Tiere bekannt sind.

Nach vorliegenden Untersuchungen ist es nicht möglich, direkte Wechselbeziehungen zwischen der aufgenommenen Menge einzelner Laubarten und deren Nährstoffgehalt nachzuweisen, wenn auch bei *Armadillidium vulgare* eine gewisse Abhängigkeit der Fraßmenge von dem N-Gehalt erkennbar ist. Es müssen demnach noch andere Faktoren wirksam sein, die die Fraßtätigkeit der Asseln beeinflussen.

b. Konsistenz

Bei dem Versuch, die einzelnen Faktoren für die Nahrungswahl der Asseln zu bestimmen, mußte außer der chemischen Zusammensetzung der Blätter auch deren Festigkeit berücksichtigt werden.

Ein Vergleich der Tabellen 1 und 2 läßt erkennen, daß die beiden Asselarten *Porcellio scaber* und *Armadillidium vulgare* Haselnußblätter in größeren Mengen annehmen als Erlenblätter. Darüber hinaus frißt *Porcellio scaber* im Gegensatz zu *Armadillidium vulgare* Birkenblätter lieber als Pappel- und Ahornblätter lieber als Rotbuchenblätter. Wesentliches Merkmal dieser bevorzugten Laubarten — Haselnuß, Birke und Ahorn gegenüber den weniger gern gefressenen Erle, Pappel und Rotbuche — ist



2 3 4

Abb. 2. Fraßbild von *Armadillidium pallasii frontirostre* an Rotbuchenblatt – *Abb. 3.* Fraßbild von *Armadillidium vulgare* an Rotbuchenblatt – *Abb. 4.* Fraßbild von *Porcellio scaber* an Rotbuchenblatt

ihr geringerer Härtegrad. Es liegt daher nahe, anzunehmen, daß die Blattfestigkeit eine Rolle bei der Nahrungswahl spielt. Kleinere Asselarten sind infolge ihrer schwach ausgebildeten Kauwerkzeuge nicht in der Lage, harte Blattelemente zu zerkleinern. Größere Asselarten wie *Armadillidium vulgare* bevorzugen harte Pappel- gegenüber weicheren Birkenblättern. Die gleiche Erscheinung wurde für Rotbuchenblätter gegenüber Ahornblättern festgestellt. Die Abbildungen 2, 3 und 4 veranschaulichen sehr deutlich, wie je ein von der gleichen Anzahl *Armadillidium pallasii frontirostre*, *Armadillidium vulgare* und *Porcellio scaber* angefressenes Rotbuchenblatt nach Ablauf von 3 Tagen ein völlig unterschiedliches Fraßbild aufweist. Während *Armadillidium pallasii frontirostre* das ganze Blatt bis auf Reste der Hauptrippe gefressen hatte, hatte *Armadillidium vulgare* die Haupt- und Nebenrippen stehengelassen, *Porcellio scaber* dagegen nicht einmal die zartesten Blattnerven in Angriff genommen.

a b

Abb. 5a und Abb. 5b. Fraßbild von *Porcellio scaber* an hartem und weichem Ulmenblatt

Von den gleich großen Blättern ein und desselben Baumes, die zum gleichen Zeitpunkt eingesammelt wurden, bevorzugten die Asseln stets die weichen Schattenblätter gegenüber den härteren Sonnenblättern. In einem Versuch

wurden je ein weiches und hartes Ulmenblatt 10 *Porcellio scaber* vorgesetzt. Nach zwei Tagen zeigte das weiche, nur mit geringer Gerüstsubstanz sowie schwach ausgebildeter Wachs- und Kutinschicht versehene Blatt deutliche Fraßspuren; das harte Blatt dagegen mit seiner starken Wachs- und Kutinschicht war kaum angefressen (s. Abbildung 5).

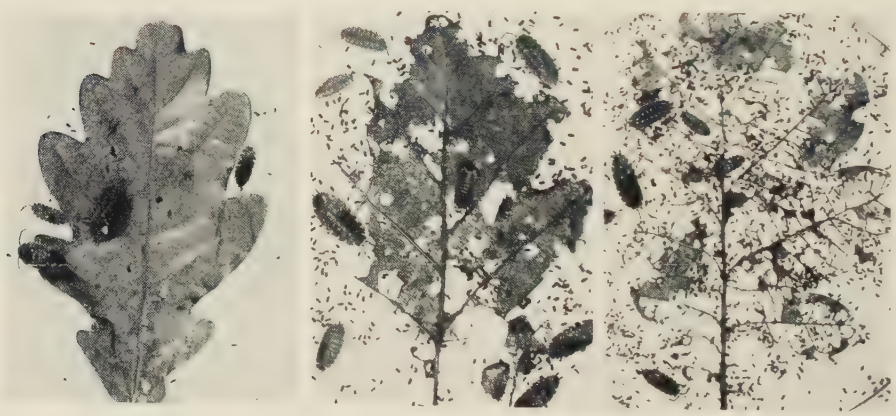
Auf die Vorliebe für Blätter mit nur gering ausgebildeter Gerüstsubstanz weist auch Franz (1950) allgemein für Bodentiere und Schmidt (1952) für Diplopoden hin. Auch Dunger (1958) stellt bei Diplopoden und Isopoden eine Bevorzugung weicher Blattarten mit hoher spezifischer Wasserkapazität fest.

Zwischen dem Härtegrad der Blätter und deren N-Gehalt bestehen enge Beziehungen. Wird z. B. um eine Plasmamasse nur eine dünne Cellulosewand angelegt, so verschiebt sich das C:N-Verhältnis zugunsten von N. Eiweißreiche Laubarten weisen daher im allgemeinen einen geringeren Härtegrad auf als eiweißarme. Die für *Armadillidium* nachgewiesene Abhängigkeit der Fraßmenge vom N-Gehalt der verfütterten Blattarten beruht daher, zum Teil sicherlich, auch auf deren geringerer Härte.

In diesem Zusammenhang sei die große Bedeutung der Baumarten betont, die leicht aufschließbare Streu liefern. Sie erhalten in Beständen, die zur Rohhumusbildung neigen, einen Bestand an Streuzersetzern.

c. Zersetzungsgrad

Man kann beobachten, daß die Asseln bei gleicher Blattart die ein- oder mehrjährige Streu dem frisch gefallenen Laub vorziehen. Bei älterer Waldstreu ist infolge von Witterungseinflüssen und der Tätigkeit von Mikroorga-



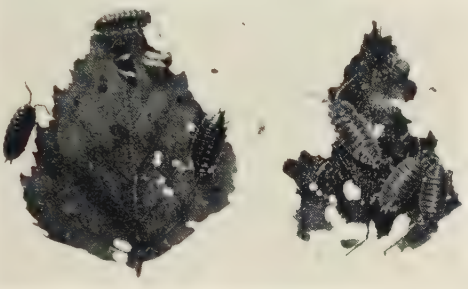
6 7 8

Abb. 6. Fraßbild von 10 *Porcellio scaber* an Eichenblatt, direkt nach dem Laubfall gesammelt; Versuchsdauer 3 Tage – *Abb. 7.* Fraßbild von 10 *Porcellio scaber* an Eichenblatt, ein Jahr nach dem Laubfall gesammelt; Versuchsdauer 3 Tage – *Abb. 8.* Fraßbild von 10 *Porcellio scaber* an Eichenblatt, zwei Jahre nach dem Laubfall gesammelt; Versuchsdauer 3 Tage

nismen und Bodentieren die Blattsubstanz schon weitgehend vorzersetzt. Zur Klärung der Frage, inwieweit die Nahrungsauswahl der Asseln von dem Zersetzungsgrad der Blätter abhängig ist, wurde eine Versuchsreihe angesetzt. Die für die Fraßversuche benötigten Blätter wurden nach dem Laubfall an

ihrem Standort belassen und unter Kontrolle gehalten. Dadurch war die Dauer der Vorzersetzung bekannt. Die Abbildungen 6—8 veranschaulichen die Fraßbilder von Blättern, die direkt, ein Jahr und zwei Jahre nach dem Laubfall gesammelt wurden. Die stärker vorzersetzten Blattarten sind bedeutend mehr angefressen. Zu einem gleichen Ergebnis kam GERE (1956).

Laboratoriumsversuche ergaben, daß auch bereits eine durch 4tägige Feuchtigkeitseinwirkung verursachte Vorzersetzung von unmittelbar nach dem Laubfall gesammelten Blättern die Fraßtätigkeit anregte (s. Abbildung 9 und 10). Ein Vergleich der Kotmengen, die nach Fütterung mit frischem und durch vorherige 4tägige Feuchtigkeitseinwirkung vorzersetztem Laub gebildet wurden, zeigte ein ähnliches Ergebnis.



9 10

Abb. 9. Fraßbild von 10 *Porcellio scaber* an einem Birkenblatt ohne vorherige Feuchtigkeitseinwirkung; Versuchsdauer 2 Tage – *Abb. 10.* Fraßbild von 10 *Porcellio scaber* an einem Birkenblatt nach vorheriger 4tägiger Feuchtigkeitseinwirkung; Versuchsdauer 2 Tage

10 Glasschalen mit je 30 Asseln und 500 mg frischem Laub und 10 Glasschalen mit je 30 Asseln und 500 mg durch 4tägige Feuchtigkeitseinwirkung vorzersetztem Laub wurden hinsichtlich der in ihnen enthaltenen Kotmenge verglichen. Die Versuche wurden mit verschiedenen Blatt- und Asselarten durchgeführt. Wie die Abbildungen 11 und 12 zeigen, war die Kotmenge in den Schalen mit bereits vorzersetztem Laub wesentlich größer, die Fraßtätigkeit demnach entsprechend reger.

Bezieht man die Kotmenge auf je 10 g Körpersubstanz der Asseln, so setzen 10 g *Porcellio scaber* innerhalb von 4 Tagen 4,88 g Haselnußlaub (Tr.-Subst.), eine Menge, die 48,8% ihres Körpergewichtes ausmacht, um. 10 g *Armadillidium vulgare* fressen dagegen nur 1,49 g Haselnußlaub (Tr.-Subst.) und damit 14,92% ihres Körpergewichtes.

Ein Vergleich der entsprechenden Fraßmengen bei nicht durch 4tägige Feuchtigkeitseinwirkung vorzersetztem Laub – 10 g *Porcellio* setzten 3 g, 10 g *Armadillidium* 1 g Haselnußlaub (Tr.-Subst.) um — zeigt die große Bedeutung der bakteriellen Vorzersetzung. Sie zählt mit zu den Faktoren, die die Fraßtätigkeit der Asseln maßgeblich beeinflussen.

Die bakterielle Vorzersetzung ihrerseits ist abhängig von dem Feuchtigkeitsgehalt der Blätter. Aus den Versuchen geht hervor, daß eine gleichmäßige Feuchtigkeit des Standortes über die Förderung der Bakterientätigkeit die Fraßlust der streufressenden Tiere stark anregt.

Da nach den oben beschriebenen Versuchsreihen die Asseln vorzersetztes Laub in größeren Mengen fressen als frisches Fallaub, ist anzunehmen, daß sie auch im Waldboden vorwiegend bakteriell vorzersetzte Streu fressen. Diese Annahme wird durch die Beobachtungen von FOURMAN (1938) bestätigt, nach denen die Asseln an der ersten Stufe des Streuabbaus nicht beteiligt sind. Auf Grund der Tatsache, daß die Asseln in Laboratoriumsversuchen aber auch unzersetztes Laub annehmen, haben gleichfalls die Aussagen von KÜHNELT (1949, 1950), nach denen die Asseln auch frisch gefallene Streu

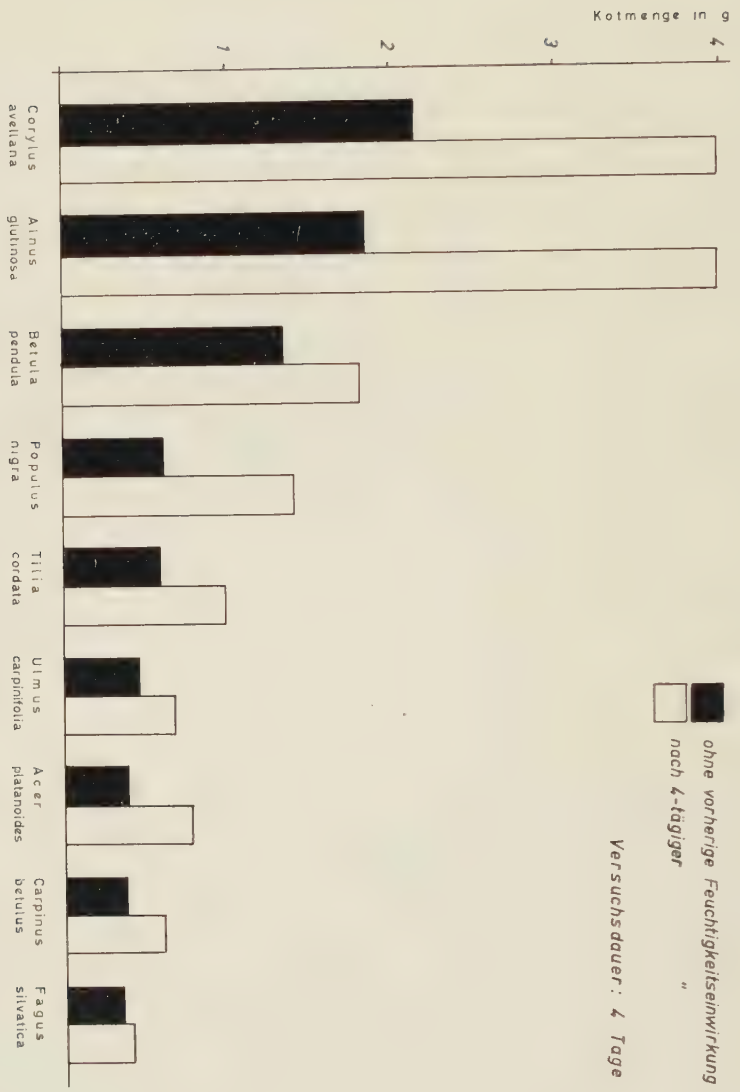


Abb. 11. Kotmenge von 300 *Porcellio scaber* nach Verfütterung verschiedener Laubarten, ohne und nach vorheriger 4tägiger Feuchtigkeitseinwirkung; Versuchsdauer 4 Tage

fressen, ihre Gültigkeit. Sie nehmen also nicht nur vorzersetztes, sondern auch frisches Laub auf. Den Asseln kommt daher gegenüber anderen Bodentieren eine besondere Bedeutung für die Streuzersetzung im Walde zu.

Die Ergebnisse vergleichender Fraßversuche mit zarten und harten Blättern ein und desselben Baumes sprechen dafür, daß die Zartheit der Blätter ein entscheidender Faktor für die Nahrungsauswahl der Asseln ist. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei vorzersetztem Laub. Bei der Vorzersetzung verlieren die Blätter durch die Einwirkung von Feuchtigkeit und Bakterienfermenten ihre ursprüngliche feste Konsistenz; sie werden mürbe. In diesem Zustand

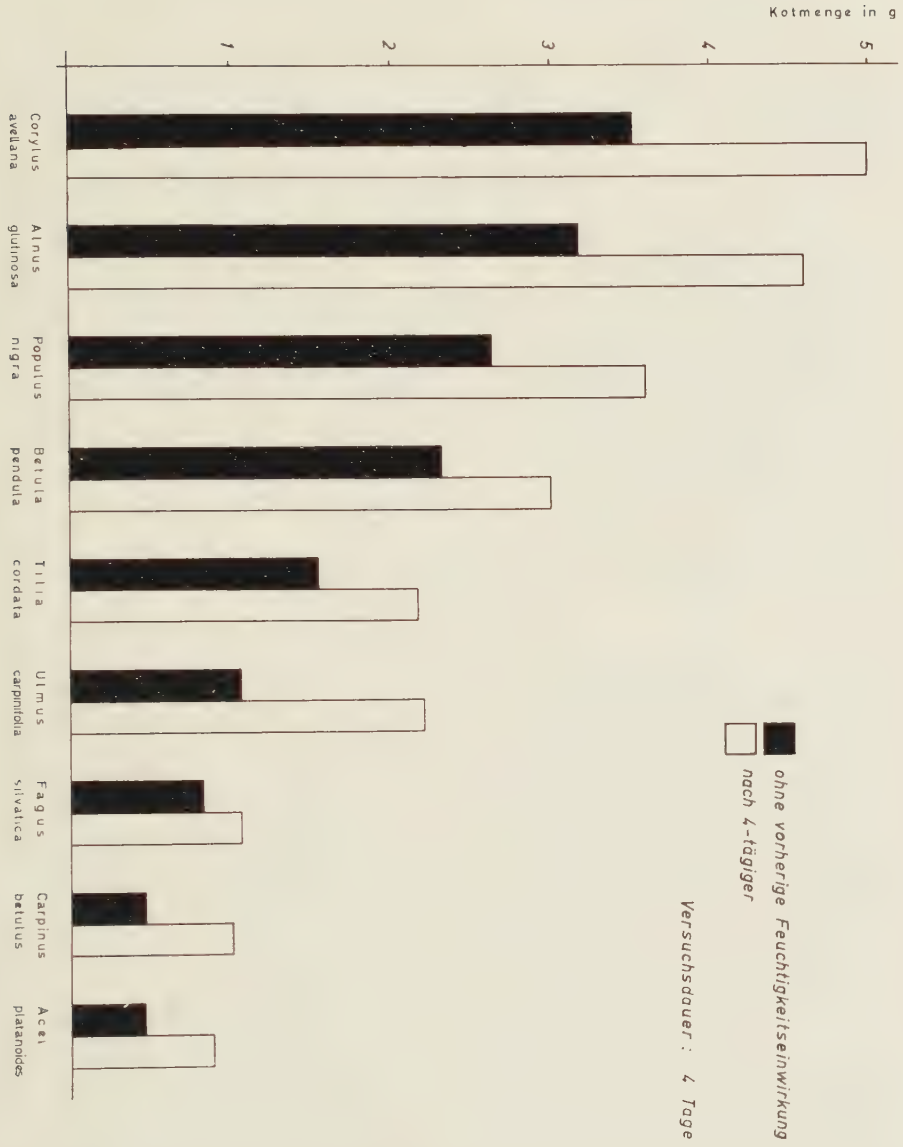


Abb. 12. Kotmenge von 300 *Armadillidium vulgare* nach Verfütterung verschiedener Laubarten, ohne und nach vorheriger 4tägiger Feuchtigkeitseinwirkung; Versuchsdauer 4 Tage

werden sie von den Asseln gern gefressen. So wurden z. B. harte Eichen- und Rotbuchenblätter nach zweijähriger Lagerung im Freien von den Asseln in großen Mengen angenommen. Vielleicht regt aber auch der Bakterienbelag auf den Blättern die Fraßtätigkeit der Asseln an. Darüber hinaus ist es möglich, daß bestimmte fraßhemmende Stoffe, die in diesen Laubsorten enthalten sein können, während der Lagerung ausgewaschen werden und dadurch die Blätter für die Asseln an Schmackhaftigkeit gewinnen.

d. Geschmackstoffe

Wittich (1953) nimmt an, daß bei Regenwürmern Geschmackstoffe eine bedeutende Rolle spielen und daß der hohe Ca-Gehalt bestimmter Blattarten Ursache für ihre Bevorzugung ist. Mangold (1951) prüfte u. a. das Verhalten der Regenwürmer gegenüber Blättern von Roßkastanie, Linde, Ahorn, Pappel, Eiche, Akazie, Buche und Lupine. Er stellte ein unterschiedliches Verhalten der Regenwürmer diesen Blattarten gegenüber fest und nimmt an, daß die Ursache für die Bevorzugung oder Ablehnung einer Blattart in ihrem Gehalt an Geschmackstoffen liegt. In der bitteren Lupine wirken nach seiner Ansicht wahrscheinlich Lupinin, Lupanin und Lupinidin fraßhemmend, in anderen Blattarten andere Alkaloide oder Glukoside. Mangold schreibt diesen Stoffen eine größere Bedeutung für die Bevorzugung einer Blattart zu als den als Nährstoffe wertvollen Assimilaten der Blätter. Winter (1955) sowie Winter und Willeke (1952a und b) fanden in der Laubstreu zahlreicher Pflanzen antibiotisch wirksame Substanzen gegenüber den Testmikroben *Escherichia coli, Staphylococcus aureus* und *Bacillus subtilis.* Als bakteriostatisch unwirksam erwies sich die Blattstreu von Eiche, Buche, Birke, Ahorn, Trauerweide, Erle, Walnuß, Roßkastanie, Linde und Haselnuß, was aber nicht ausschließt, daß diese Laubarten gegenüber anderen Testmikroben ebenfalls eine Hemmungswirkung ausüben. In gleicher Weise gelang es Winter und Bublitz (1953), in Fichtenstreu antibiotisch wirksame Hemmstoffe nachzuweisen, die die Entwicklung von Kompostmikroben beeinträchtigen und damit das biozönotische Gleichgewicht stören. Sie sind nach ihrer Ansicht mitverantwortlich für den hemmenden Einfluß auf die Umsetzung des Bestandesabfalls und die Bildung von Rohhumus.

Abb. 13. Fraßbild von 10 *Porcellio scaber* an einem nach dem Laubfall gesammelten Ahornblatt; Versuchsdauer 3 Tage

Abb. 14. Fraßbild von 10 *Porcellio scaber* an einem im Frühjahr gesammelten Ahornblatt; Versuchsdauer 3 Tage

Auch bei Asseln scheinen fraßhemmende Geschmackstoffe bei der Nahrungswahl eine bedeutende Rolle zu spielen. *Ahornblätter,* kurz nach dem Laubfall gesammelt, blieben von den Asseln *trotz* ihrer *zarten Konsistenz* und ihrer hohen Zersetzungsgeschwindigkeit fast unberührt (s. Abb. 13). Die angefeuchteten Ahornblätter haben einen unangenehmen Geruch, der mit gewissen Stoffen zusammenhängen mag, die auf die Fraßlust der Tiere hemmend einwirken. Aber nicht nur die Geschmackstoffe als solche mögen die Abneigung der Asseln gegen bestimmte Blattarten hervorrufen. Es ist auch möglich, daß diese Geschmackstoffe die Vermehrung bestimmter Bakterienarten begünstigen, die ihrerseits wieder durch ihre spe-

zifischen Umsetzungen hemmend auf die Fraßtätigkeit der Bodentiere einwirken. Das mag bei den Ahornblättern zutreffen, die, gemessen an der CO_2-Abgabe, ein reges Bakterienleben aufweisen (Abb. 13 u. 14).

Die Tatsache jedoch, daß im Frühjahr gesammeltes Ahornlaub gern gefressen wurde (Abb. 14), mag damit zusammenhängen, daß die Geschmackstoffe ausgewaschen wurden oder einer chemischen bzw. mikrobiellen Zersetzung unterlagen (vgl. Winter 1955, 1957 sowie Brüsewitz 1958). In diesem Zusammenhang sei auch auf die Arbeit von Gisin (1952) hingewiesen. Er stellte in Blattkompostversuchen fest, daß die Artenzusammensetzung des Collembolenbesatzes von einer bestimmten Mikroflora bestimmt wurde.

Die Abneigung der Asseln gegenüber Fichtennadeln, Eichen- und Rotbuchenblättern kann ebenfalls außer auf ihrer Härte auch auf ihrem Gehalt an bestimmten fraßhemmenden Stoffen, wie z. B. Harzen und Gerbsäuren, beruhen. So stellte Lindquist (1941) in Versuchen mit Gastropoden eine negative Auswirkung von Gerbstoffen in Eichen- und Rotbuchenblättern fest.

Es ist möglich, daß bei den harten Fallaubarten die fraßhemmenden Stoffe nicht nur die Freßlust der Tiere direkt hemmen, sondern auch indirekt über ihre nachteilige Beeinflussung der Bakterientätigkeit. Durch die Beeinträchtigung des Bakterienlebens wird die Vorzersetzung verzögert; die Blätter bleiben dadurch relativ hart und werden auch weiterhin von den Asseln ungern gefressen.

4. Verarbeitung der Nahrung

a. Bestandteile des Kotes

Die Bedeutung der Asseln für die Zersetzung des Bestandesabfalles liegt nicht allein in der mechanischen Zerkleinerung der Streu, wodurch die Oberfläche vergrößert und damit günstige Vorbedingungen für die Bakterientätigkeit gebildet werden. Eine weitere Leistung liegt vielmehr in ihrem *Beitrag zur chemischen Umwandlung des Bestandesabfalles.*

Der Prozeß der chemischen Nahrungsaufschließung vollzieht sich im Darm der Tiere. Da aber bis heute die einzelnen Umwandlungsstufen bei dem Verdauungsprozeß der Asseln noch nicht untersucht sind, können nur die im Kot befindlichen Endprodukte analysiert werden.

Der Asselkot ist rechteckig geformt und weist eine tiefe Rinne an der Oberseite auf. Seine Färbung ist unterschiedlich; sie reicht vom hellen Gelbbraun bis zum tiefdunklen Braun. Die verschiedene Färbung des Kotes läßt sich auf die Art der aufgenommenen Nahrung zurückführen. Sie ist dunkel nach Verfütterung von Erlen- und Haselnußlaub, hell dagegen nach der von Birken- und Lindenlaub. Franz (1942) führt die Dunkelfärbung auf einen hohen Gehalt an humosen Stoffen zurück.

Eine mikroskopische Untersuchung des Asselkotes ergab, daß der Zersetzungsgrad der Nahrung unterschiedlich ist. In den nach Verfütterung von Birkenlaub gebildeten Kotkrümeln befinden sich zahlreiche unverdaute Pflanzenreste, wie z. B. Pflanzenfasern und Pflanzenepidermis. In dem Kot nach Verfütterung von Erlenlaub kommen diese Gewebereste dagegen nur vereinzelt vor, der Kot ist von feinkrümeliger Konsistenz. Der Zersetzungsgrad der aufgenommenen Nahrung ist von der Art der aufgenommenen

Nahrung abhängig: Bei den von den Asseln am meisten bevorzugten Blättern, d. h. also bei den leicht aufschließbaren Blättern, ist auch die Zersetzung durch die Asseln am weitesten fortgeschritten. Man kann daher nicht wie KÜHNELT (1950) und WITTICH (1952) verallgemeinernd sagen, daß der Asselkot im Vergleich zu den Exkrementen anderer Bodentiere nur einen geringen Zersetzungsgrad der Nahrung aufweist. Da dieser vielmehr abhängig ist von der Art und dem jeweiligen Zustand der Nahrung, die Asseln im Gegensatz zu den meisten anderen Bodentieren auch unzersetztes, d. h. schwer aufschließbares Laub fressen, kann ihr Kot zwar eine große Menge unzersetzter Nahrung aufweisen, kann aber auch bei entsprechenden Vorbedingungen einen sehr weitgehenden Zersetzungsgrad zeigen. Es ist aber verständlich, daß auf Grund der relativ großen Menge unzersetzter Nahrung KÜHNELT (1950) und WITTICH (1952) zu der Annahme kamen, daß die Asseln die Nahrung nur mangelhaft aufschließen.

Außer den mehr oder weniger zersetzten Pflanzenresten befinden sich im Asselkot auch Mineralstoffe in Form kleiner, rundlicher bis eckiger Gebilde. Sie wurden auch von KUBIENA (1942) und DUNGER (1958) im Asselkot festgestellt. Diese Mineralstoffe werden von den Asseln mit der Nahrung aufgenommen. Die enge Vermischung von organischen und anorganischen Stoffen, wie sie im Asselkot gegeben ist, stellt nach MEYER (1942) die Voraussetzung für die Bildung von *Tonhumuskomplexen* dar.

Mikroskopische Untersuchungen des Asselkotes hatten weiterhin ergeben, daß dieser vereinzelt Nematoden und kleine Flagellatenarten sowie zahlreiche sehr kleine Bakterienarten enthält.

b. Stickstoffbilanz

Ein wichtiger Bestandteil des Asselkotes ist der Stickstoff. In einer Versuchsreihe, angesetzt mit 200 Tieren und 5 g Blattsubstanz von *Corylus avellana,* wurde nach zwei Tagen der N-Gehalt des Blattrestes und der Exkremente bestimmt. Wie aus den in Tabelle 6 angeführten Werten hervorgeht, findet in den Exkrementen eine N-Anreicherung statt. Gegenüber den 2,92 % N der Blatteinwaage finden sich in den Exkrementen 3,36 % N. Diese prozentuale N-Anreicherung läßt sich darauf zurückführen, daß für den Energiestoffwechsel der Tiere bevorzugt Kohlehydrate veratmet werden und Eiweiße nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Eine zweite, der ersten entsprechende Versuchsreihe wurde mit *Betula pendula* durchgeführt. Sie zeigte, wie in Tabelle 6 ersichtlich, ähnliche Ergebnisse.

Tabelle 6

N-Bilanz der Fütterungsversuche mit 200 Porcellio scaber; Versuchsdauer zwei Tage

	Blatteinwaage N-Gehalt		Blatteinwaage N-Gehalt	Kot N-Gehalt		N-Verbrauch	in % d. Ges.-N d. aufgenomm. Nahrung
	in mg	in %	in mg	in mg	in %	in mg	
Corylus avellana	136,50	2,92	97,40	33,20	3,36	5,90	15,09
Betula pendula	51,04	1,11	38,83	8,83	1,31	3,38	27,68

Der Anstieg des N-Gehaltes im Kot gegenüber der Blatteinwaage ist nach Verfütterung von Birkenlaub geringer als nach Verfütterung von Haselnußlaub. Der höhere N-Gehalt des Kotes bei Haselnußlaubfutter ist wohl auf eine höhere Bakterienzahl zurückzuführen.

Wie Becher (1948, zit. Toth 1950), Ergene (1949, zit. Toth 1950) und Toth (1950) bei anderen Bodentieren aufzeigten, sind vielleicht auch im Darm der Asseln als Symbionten lebende N-bindende Mikroorganismen an der N-Anreicherung im Kot beteiligt. Franz (1955) gelang es, im Darm von *Tracheoniscus ratzeburgi* Bakterien nachzuweisen, die sich in N-freier Nährlösung kultivieren lassen, und die demnach in der Lage sind, den N-Bedarf für den Aufbau ihrer Zellsubstanz aus der Luft zu decken.

Tabelle 7

CO_2-Bildung durch Bakterien nach Verfütterung von Corylus avellana und Betula pendula an Porcellio scaber

	CO_2-Menge in mg/Std. von 500 mg Kot	
	Feuchtgewicht	Trockengewicht
Corylus avellana	0,1240	0,720
Betula pendula	0,0987	0,493

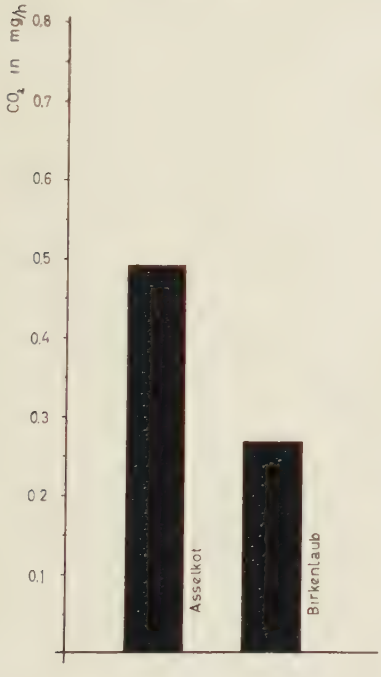


Abb. 15. CO_2-Abgabe durch Bakterien in 500 mg Asselkot (Tr.-Subst.) und 500 mg Birkenlaub (Tr.-Subst.)

Wie Messungen der Atmungsintensität der Bakterien im Kot ergaben, ist die von demselben gebildete CO_2-Menge nach Fütterung der Asseln mit Haselnußlaub größer als nach Fütterung mit Birkenlaub (s. Tab. 7). Zur Bestimmung der CO_2-Abgabe wurde der Kot maximal mit Wasser gesättigt, da geringe Änderungen des Feuchtegehaltes große Schwankungen der CO_2-Abgabe hervorrufen. Der Wassergehalt des Kotes betrug bei maximaler Wassersättigung 70—80 %. In 5 Schalen wurden je 500 mg Kot eingewogen. Der Kot war von den Asseln während einer Versuchsdauer von 4 Tagen abgegeben worden. Die von dem wassergesättigten Kot abgegebenen CO_2-Mengen wurden auf Trockensubstanz umgerechnet.

Wie aus Tabelle 6 hervorgeht, ist der N-Verbrauch durch die Asseln gering. Er beträgt 15,09 des Gesamt-N der aufgenommenen Nahrung bei Verfütterung von Haselnußlaub und 27,68 % bei Verfütterung von Birkenlaub. In gleicher Weise stellt Franz (1951) bei Diplopoden fest, daß der mit der Nahrung aufgenommene Stickstoff nahezu quantitativ im Kot wieder ausgeschieden wird.

Hoher N-Gehalt des Kotes sowie seine schwach alkalische Reaktion (pH 7 bis 7,3) ergeben gute Lebensbedingungen für Mikroorganismen und koprophage Bodentiere, die den Kot weiter abbauen. So stellte Schaller (1950)

fest, daß die Asselexkremente von Nematoden, Enchytraeen und Collembolen der Gattung *Onychiurus, Isotoma* und *Tomocerus* weiter verarbeitet werden.

Ein Vergleich der CO_2-Abgabe der Bakterien im Kot und auf dem Laub zeigt, daß diese im Kot größer ist (s. Abb. 15).

Während von 500 mg Asselkot (Tr.-Subst.), gebildet nach Verfütterung von Birkenlaub, 0,493 mg CO_2/h abgegeben wurden, betrug bei gleicher Menge Birkenlaub die gebildete CO_2-Menge (Mittelwert der ersten 4 CO_2-Messungen) nur 0,269 mg. Die wesentlich höhere Atmungsintensität der Bakterien im Kot bedeutet, daß durch das Fressen der Blätter deren Mineralisation gefördert wird.

Zu einem ähnlichen Ergebnis kam Brüsewitz (1958) für Regenwürmer. Er stellte fest, daß die Keimzahl in den Regenwurmkrümeln aus Böden, die schwer aufschließbares Pflanzenmaterial enthielten, zunahm.

Sex-ratio variability of *Ceroplastodes guilliermondi*, Mahd. *(Hom. Coccoidea)*

Von S. Mahdihassan, Karachi-Pakistan

Mit 2 Abbildungen

The species *Ceroplastodes guilliermondi* Mahd. is the largest of its genus and because of its rarity nevertheless was left to my good fortune to have discovered it as a rare specimen which I utilized to illustrate its symbiotic yeasts before (1). Many years later I came across a heavy infection where some twigs of the host, *Anona squamosa,* called custard-apple, contained its large glassy white scales, whereas one or two twigs with mostly minor cells of its male. Fig. 1 shows the plant with two fruits one immature and smaller, the other fully developed but still unripe, about the size of a large apple. The time of the year was about the end of the monsoon season at Bangalore or October. Most of the stems contained the female cells. They are large and conspicuous, one or two twigs, particularly the one marked with a white arrow, contained almost all male cells; these comparison to the scale of the adult female are very small and appear like white granules on the stem. The difference among the cells colonizing these two neighbouring twigs is quite evident. In fig. 2 we see the same twigs further enlarged. The lower twig, with the larger scales of female, does not contain any cell of the male. The upper and thinner twig contains mostly the much smaller scales of the male. An insect at the right upper corner shows the adult female, with the millimetre scale indicating its magnification.

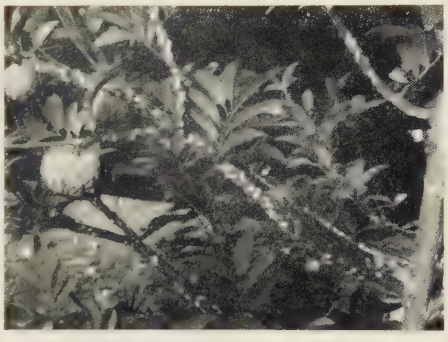


Fig. 1. Anona squamosa twigs infected with *Ceroplastes guilliermondi.* The larger scales belong to the female, the much smaller ones, on the twig marked with arrow, to the male

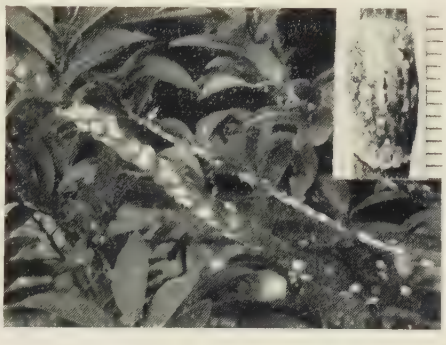


Fig. 2. C. guilliermondi colonies, an enlargement of fig. 1

The real problem is to explain the difference in the sex ratio of the colony on the twig marked with the arrow and on the thicker and lower twig. As far as we can see on the lower twig there is no male cell. On the upper twig the scales of the male are in preponderance. In a previous publication (2) I have explained how the wild species of lac insect, *Lakshadia communis*, shows such a preponderance so much so that the next generation is threatened with extinction and the species manages to continue by the winged male larva changing its sex and becoming a hermaphrodite. But I have never come across before with a scale insect which shows a twig colonized, as it were, by males and another by females. This is roughly the case in the two twigs, fig. 2. Very probably the species, *C. guilliermondi*, shows a tendency to produce an overwhelming ratio of males which is bound to make the species a rare one.

Zusammenfassung

Ein starker Befall der wenig häufigen Schildlaus *Ceroplastodes guilliermondi* Mahd. *(Lecaniidae, Coccoidea)* an *Anona squamosa (Anomaceae)* wird beschrieben. Bemerkenswert ist dabei, daß die großen weiblichen Schilde auf dem Stamm und den stärkeren Ästen sitzen, während schwache Zweige fast ausschließlich von den sehr kleinen männlichen Schilden bedeckt sind.

Auf Grund früherer Untersuchungen an einer anderen Schildlaus *(Lakshadia communis)* wird vermutet, daß *C. guilliermondi* sehr wahrscheinlich dazu neigt, überwiegend Männchen zu erzeugen, worauf die Seltenheit der Art beruht.

References

1. Mahdihassan, S. (1933): Sur les different symbiotes des cochenilles productrices ou non productrices de cire. C. R. Acad. Sci. Paris, in Vol. 196.
2. Mahdihassan, S. (1930): The probable occurance of sexreversal among lac insects. Zeit. f. ang. Ent. 16: 527.

Ipiden (Col.) und Gewässer

Von Heinrich E. Wichmann

Diese Mitteilung muß ein Versuch bleiben, auf Grund einiger im Laufe der Jahrzehnte gemachten Zufallsbeobachtungen zu zeigen, welcher Gefährdung und Vernichtung Borkenkäfer in ihrem natürlichen Umraum durch *Gewässer* ausgesetzt sind. Das Verunglücken von Borkenkäfern gleich manchen anderen Insekten ähnlichen Flugverhaltens auf Wasserflächen ist ein nicht ungewöhnliches Geschehnis, oder scheint ein solches zu sein. Aber wie bei allen Gradationsfaktoren, regelhaften wie zufallsgegebenen, soll man bei einer solchen ersten Einschätzung nicht haltmachen, sondern in eingehender Analyse des Vorganges nach Bedingtheiten des schlicht Selbstverständlichen suchen.

Als *Gewässer* werden hier alle kleinsten bis größten, natürlichen wie künstlichen, stehenden oder fließenden oberirdischen Wasseransammlungen verstanden, von der nur wenige Tage bestehenden Regenpfütze bis zum Teich und See und Fluß.

Über Vorkommnisse der hier zu behandelnden Art ist in Mitteleuropa noch nichts publiziert. Europa könnte nicht leicht mit einem gleichen, schier unvorstellbaren Ereignis aufwarten, wie es in Nordamerika, in den riesigen Nadelholz-Naturwäldern verzeichnet wurde. Dort hatten Stürme in den *Picea Engelmanni*-Wäldern von Colorado gewaltige Windschäden verursacht. Von ihnen nahm 1942 eine gigantische Massenvermehrung des *Dendroctonus engelmanni* Hopk. ihren Ausgang, über die ein journalistischer Bericht in der »Denver Post« vom 27. Nov. 1949 vorliegt, abgekürzt enthalten in »Readers Digest« vom Jänner 1950, p. 100–102. Im Hochsommer 1942 verunglückten im Trappers Lake aus dem Schwarm soviele Käfer, daß an seinem Ufer die Leichen zu einem Gürtel von 1 (amerikan.) Fuß Höhe und 6 Fuß Breite angeschwemmt wurden[1].

Nun zu den eigenen Beobachtungen.

1. Großer Rosenhofer Teich, Ob. Österr.

Bei dem Brutflug in der frühen Saison fallen zahlreiche *Hylurgops palliatus* Gyll. und *Xyloterus lineatus* Ol. beim Überfliegen des Teiches ins Wasser.

[1] "On June 15, 1939, the western slope of Colorado was raked by winds of cyclonic force, and hundreds of thousand of trees fell. Many were still rooted to the ground, alive but too weak to resist the beetles.

In the weakened trunks of the wind-toppled trees the beetle found a breeding ground where legions could multiply. In three years no Forest could stand before them.

In midsummer 1942, squadron after squadron of beetles soared out from the sanctuary of their fallen trees in search of more nourishing prey. One massive swarm apparently flew into a windstorm over Trapper's Lake, in a high, remote section of the Withe River forest. So many were knocked down in flight that the shores of the lake were covered, a foot deep and six feet wide, by the bodies of bettles washed up by the waves." (Berechtigter Auszug aus der Monatsschrift THE READERS DIGEST.)

Situation

In nordsüdl. Richtung langgestreckter, ca. 1,5 km langer Teich in rund 900 m SH, mit braunem Hochmoorwasser. Im Beobachtungsjahre umgeben von höchstens 20jährigen Fichtenbeständen, nächst den Ufern mit lückigen, 10jährigen Kulturen auf *Nardus stricta*-Moorböden.

Beobachtungen

An mehreren Tagen beobachtete ich vom Kahne aus, wie bei gutem Flugwetter nach und nach Dutzende von *Hylurgops palliatus* Gyll. und *Xyloterus lineatus* Ol. den Teich z. B. an einer willkürlich gewählten Stelle, wo er an 100 m breit ist, überqueren und ins Wasser fallen.

Die nächsten Waldflächen, aus denen sie kommen, enthalten keine Schläge und keine bruttauglichen Stöcke aus Durchforstungen. Es waren, weiter weg, Mittelbestände, der Flug führte über die ufernahen Jugenden, über das Wasser und wieder über Fichtendickichte. Trotzdem die ganze Schar in breitem Strome in gleicher Richtung flog, war es ein ungezielter Suchflug.

Später im Jahr sah ich einmal einige *Hylastes cunicularius* Er. im Wasser treiben.

2. Schalensteine auf dem Arber-Gipfel (Bayern)

Auf der Wasseroberfläche der Schalen schwimmen tote *Hylurgops glabratus* Zett., *Phthorophloeus spinulosus* Rey, *Cryphalus saltuarius* Weise und *Pityogenes alpinus* Egg.

Situation

Den höchsten Punkt des Arbergipfels mit 1458 m SH bildet eine für das Verwittern des Granits kennzeichnende, übereinander getürmte Felsgruppe. Es sind hier vier Schalen ausgebildet, flache natürliche Becken. Solche Schalen entstehen nicht selten auf Granitblöcken durch ein Zerfrieren des grobkörnigen Gesteins und Abwehen der losen Teilchen, ein Prozeß, der nach Bildung der anfänglichen Mulde durch die zunehmend größere Wasseransammlung sich steigert. Je nach Größe und Exponierung sind die Schalen vorübergehend oder dauernd mit Niederschlagswasser gefüllt.

Einzelne Streifen Fichtenwald der Kampfzone ziehen fast zur Höhe der Gipfelfelsen hinauf. Oberhalb, auf den Almwiesen, verteilen sich Büsche der Krummholzkiefer.

Beobachtungen

Die 4 Schalen von rund 4000 qcm Oberfläche enthalten (1. Juni 1949) Leichen von Fliegen und Kleinschmetterlingen. Außerdem schwimmen in zweien, beim zur Zeit bestandenen Füllungszustande mit 0,75 und 0,50 qm Wasserfläche, im etwas starren Oberflächenhäutchen festgehalten, mehrere tote Ipiden. Es sind im größeren Becken 24 *Pityogenes alpinus* Egg. (1, Wichmann, p. 56), 5 *Cryphalus saltuarius* Weise, 2 *Hylurgops glabratus* Zett., 1 *Phthorophloeus spinulosus* Rey, 1 *Epuraea* sp. (stark zersetzt, zerfällt beim Bergungsversuch); im kleineren Becken: 19 *Pityogenes alpinus* Egg. und 5 *Cryphalus saltuarius* Weise.

Für eine so kleine Wasserfläche (1,25 qm) ist ein Auffang von 56 Borkenkäfer-Exemplaren, noch dazu in einem Grenzraum ihres eigentlichen Wohnbezirkes, ein erstaunliches Ergebnis. Es mußte der Niederschlag aus den begrenzten Flugzeiten, beziehungsweise Flugstunden gewesen sein.

Daß Berggipfel Schauplatz eines von den Entomologen kaum beachteten, in seinen Motiven und Abläufen unerklärten Insektentreibens sind (Anhäufungen, Reigenflüge), ist bekannt. Ob für Borkenkäfer mehr als ein Überfliegen des Gipfels bei einem Hinausfliegen aus dem genauen Wohnraum anzunehmen ist, bleibt offen. Wie es dann zum verhängnisvollen Niedergehen kommt, wird noch zu beobachten sein. Über das Flugverhalten der betreffenden Arten im kleinen Tagesspiel der Wetterelemente (Wolkenschatten, Windböen, Vorüberstreichen von Bodennebeln) liegen keine Beobachtungen vor. Ebensowenig, wie häufig Bodenlandungen auf Nichtwald zum Ruhen und zur Übernachtung normale Geschehnisse sind.

3. Thayafluß bei Waidhofen, Nied. Österr.

Aus Brennholz ausfliegende *Blastophagus piniperda* L. und *minor* Hart. fallen beim Überfliegen in den Thaya-Fluß und werden teils von Fischen weggeschnappt, teils gelingt ihnen, das Uferschilf zu erklettern.

Situation

An einer bestimmten Stelle vor der Ortschaft Vestepoppen ist der steile Böschungshang der etwa 25 m hohen Hochterrasse des Thaya-Flusses mit Altkiefern bewaldet. Dort nähert sich der Fluß unter 45° nach links dem Hange; das ebene Dreieck des Talgrundes zwischen Hang und Fluß ist Wiese, an der Beobachtungsstelle zwischen 10 und 30 m breit. – Im Frühjahr wurde der Kiefernbestand gelichtet, rund 40 rm Brennholz stehen, verteilt in mehreren Stößen, im Hang.

Beobachtungen

Zur Beobachtungszeit fliegen die Jungkäfer beider Waldgärtner aus. Ein Teil sucht sogleich die darüber befindlichen Kronen auf, die anderen fliegen, meist sehr nieder, über Uferwiesen und den ca. 15 m breiten Fluß in Richtung auf ausgedehnte Feldfluren ab, wo für sie tauglicher Baumwuchs fehlt und nur einige schmale Fichtenjungwüchse, bepflanzte Felder, zu überqueren sind.

Durch lebhaftes Rauben von Fischen im Flusse aufmerksam geworden, bemerke ich, wie Waldgärtner ohne eine mir erkennbare Ursache ins Wasser fallen. Manche werden vom weiter unten gestauten, darum langsam ziehenden Wasser dahingetragen, gelangen ins Uferschilf, wo es einigen gelingt die Halme zu fassen und zu erklettern. Sie waren wohl gerettet. Die anderen werden aus den obersten Wasserschichten weg von Fischen (*Leuciscus rutilus* L., *Alburnus alburnus* L. und Mitbeteiligung kleiner *Squalius cephalus* L.) gefressen. Ich möchte hierzu bemerken, daß das Erklettern des Schilfs gesehen und der Darminhalt der Fische kontrolliert wurde. Die Tatsache der Rettungswahrscheinlichkeit für einen Perzentsatz der Käfer steht also fest; ebenso fest steht, daß die zusammengelockten Fische die Vernichtung über

den Wassertod gesteigert haben. Durfte man darum diese Fische in den Kreis der (hier mittelbaren) Vertilger dieser Ipiden einbeziehen?

Ergänzend Zahlen über die Menge der Fischbeute: An 4 Tagen wurde je 1 Stunde lang vom erhöhten Ufer aus gezählt, was die Fische fingen: 13, 37, 41, 90 (Summe 181) Käfer. Die Strecke intensivsten Verunglückens war ca. 40–50 m lang. Damals kannte ich das mit bestimmten Wetterfaktoren wechselnde Flugverhalten der Waldgärtner noch nicht. So unterblieben zweckdienliche Wetteraufzeichnungen, die, wie ich annehme, das zu manchen Stunden noch viel zahlreichere Ins-Wasser-Fallen erklärt hätten.

Ein andermal sah ich Waldgärtner beim Frühjahrsanflug in der Thaya verunglücken. Sie flogen einen unmittelbar am Ufer aufgestellten Holzstoß an. Manche Exemplare sanken, aufs Wasser gefallen, sogleich unter. Bei der Nachprüfung stellte sich heraus, daß dies die beim Brutanflug nicht seltenen mit Harz verkrusteten Stücke waren.

4. Wagen- und Traktorengeleise, Mariabrunn, Ob. Bay.

Beim Abbaumen zu den Winterlagern fällt *Ips typographus* L. in die Pfützen von Radgeleisen und geht zugrunde.

Situation

Von *I. typographus* getöteter Fichtenaltbestand, Spätherbst. Über einem seit alters bestehenden Waldweg neigen sich die Käferbäume leicht zusammen.

Beobachtungen

Im Waldwege haben Wagenräder und Traktorenketten tiefe, voll Regenwasser stehende Geleise geschaffen. An einer dieser Stellen bestehen nur (14) Greifereindrücke, jeder bis zu 30 cm quer und bis 15 cm längs, alle voll Wasser. Weitere Greiferspuren sind kleine Schlammtümpel des zerriebenen Lößlehms.

In den Beobachtungstagen läßt sich der Buchdrucker zur Überwinterung im Boden von den Stämmen fallen. In den größeren Geleistümpeln liegen bei der ersten Zählung, als Auffang von mehreren Tagen 121 tote oder noch lebende Käfer, bei der zweiten nach 3 Tagen wieder 16. In den Greiferspuren 43, in den bloß verschlammten 16. Weil die Temperatur nieder ist (3–5° C), führen die gehemmten Rettungsbemühungen zu keinem Erfolg, ja im Schlamme wühlen sich die Käfer dabei nur gründlicher ein. Noch vor 8 Tagen wurde täglich Holz abgefahren; alle bis dahin in den ausgezählten Stellen verunglückten Käfer blieben unbekannt.

5. Neusiedler See, Burgenland

Aus dem Anflugschwarm des *Pteleobius vittatus* F. lösen sich zahlreiche Exemplare und fliegen nach Osten gegen die Seefläche hinaus.

Situation

Wenig über den Seespiegel gehobenes Ufergelände bei Mörbisch am Westufer des Neusiedler Sees, in ca. 115 m SH. Nach Osten hin dehnt sich der Schilfgürtel, nach Angabe Ansässiger in 1 km Breite, und weiterhin an 5 km breit die freie Seefläche. Am anderen Ufer wieder ein (schmaler) Schilfgürtel, dann praktisch baumloses Steppenland.

Beobachtungen

An einem prächtigen Flugtag (Aufzeichnungen im Krieg verloren, Daten nicht erinnerlich) ist bei Mörbisch ein lebhafter Brutanflug des *Pteleobius vittatus* F. im Gange. Das von Westen her angestrebte Ziel ist ein langer Haufen von Reisigrollen von Feldulme, rund 5 m³ füllend, 100 m vom Schilfufer entfernt auf festem Boden gelegen.

Die ankommenden Käfer fliegen über den Rollen Reigen und bohren in die Äste und Zweige ein. Aber aus dem Flugreigen und selbst von den Zweigen weg, fliegen ununterbrochen zahlreiche Käfer, alle in der gleichen Richtung nach Osten ab.

Um das Eigentümliche des Vorganges besser herauszustellen, sei auf ein gleiches Verhalten anderer Ipidenarten hingewiesen, in dem zum Ausdruck kommt, daß der Anflug von brutphysiologisch gleicheingestellten Schwärmen von Käfern keineswegs so ausschließlich zielbeschränkt geschieht, als dies ohne genaue Registrierung des Vorganges vorausgesetzt wird.

Das *Überfliegen unbedingt gemäßen Brutstoffes* sah ich in Silheim, Schwaben, im Juli 1947. In diesen Tagen, da ein gewaltiges Massenschwärmen im Gange war, bei einem Vorrücken der Befallsfront um 20 m täglich, wurde ein breiter Fangschlag, unmittelbar neben solchen Angriffsräumen von der Überzahl der Käfer gegen unberührte und zunächst noch unberührt gebliebene Bestände überflogen.

An Wald-Feldrändern zogen, über unberührte Bestände gekommen, zeitweilig massenhaft Käfer in den weiten, freien Feldraum, wo keine Anflugziele bestanden.

Bei einer Massenvermehrung des *Blastophagus minor* Hart. (Brunner Wald im Steinfelde bei Wr. Neustadt, N.Ö.), hatte ich empfohlen, die weit aufgelockerten Bruchbestände der Schwarzkiefer mit einem breiten, dichten Fangbaumgürtel zu umgeben, der stellenweise eher ein schmaler Fangschlag sein müsse. Wie vorgeschlagen geschah es, aber der Erfolg enttäuschte. Der Kleine Waldgärtner nahm dieses Material an. Aber die ganze Zeit hindurch, selbst als der Flug fast beendet war, flogen die Käfer in sehr beachtlicher Zahl über die Fangbäume weg, ja selbst von solchen wieder auffliegend, hinaus in die Felder. Ich weiß das verläßlich, weil ich in zahlreichen Fällen sowohl bereits auf Fangbäumen aufgesessene, wie ohne zu halten über sie geflogene Käfer im Laufe 70, 80 und 100 m in die freien Felder verfolgt habe. Hier war für die Tiere eine farblich, lichtmäßig und standortsklimatisch andere Umwelt zu durchfliegen. – Auch in diesem Beispiel erfolgte sowohl ein Nichtbeachten guter Fangbäume in ihrem Duftraum, wie ein jedenfalls nicht geruchlich verursachtes *Wegstreben in einen Raum von fremder wie „unbekannter"* Beschaffenheit.

Auch die *Pteleobius vittatus* F. von Mörbisch wurden nicht vollzählig von der Duftwolke des anlockenden Brutstoffes gebunden. In 2–4 m Höhe flogen sie vom Land *über den Schilfwald und die Wasserfläche* in die Weite, wo keinerlei Flugziel bestand.

Der Flug über das Wasser wurde ihnen zum Verhängnis. Auch das ist keine auf bloße Wahrscheinlichkeit begründete Annahme. Nach stundenlangem Suchen vom Kahn aus gelang, hinter dem Schilfdickicht ein auf dem Wasser treibendes Exemplar zu finden. Sollte es das einzige gewesen sein?

6. Windwurfgruben, Groß-Konreuth, Ob. Pfalz

In wassergefüllten Ballengruben von Windwürfen befanden sich (Groß-Konreuth, Oberpfalz, 9. Juni 1949) zahlreiche ertrunkene Kieferninsekten.

Situation

Weite flache Senke auf Urgestein; schwerer, undurchlässiger Lehmboden. Etwas lückiger, ungleichaltriger Weißföhrenbestand zwischen 20 und 30 Jahren, mit relativ geschlossenen Partien. Der dauernd nasse Boden bewirkt eine solche Umgestaltung des Wurzelsystems der Kiefer, daß neben Windbrüchen ganz normal Windwürfe erfolgen können. – Eine flüchtige Zählung beim Durchqueren des Bestandes ergibt dort 14, vom eingeschlagenen Wege aus sichtbare Windwürfe. Im ganzen Bestande waren es mehr.

Beobachtungen

Bei allen geworfenen Bäumen ist ein Ballen aus dem Boden gehoben, aus dem reichlich die dünnen abgerissenen Wurzeln hervorstehen. Alle entstandenen Gruben füllt Wasser aus, oft mit einem Staubhäutchen bedeckt. Einige Wassertümpel werden vom Ballen ihrer nur halb umgedrückten Bäume mehr oder minder überdacht.

Als mir das Fallenartige der Situation in seinem Zusammenhange aufgegangen war und aus der Kenntnis des Anflugverhaltens des *Hylastes ater* Payk. die Bedeutung einiger auf dem Wasser schwimmender Leichen erfaßt war, ergab sich ein eigenartiger Sachverhalt.

An einem anderen Tage, zu einer Stunde günstiger Temperatur, konnten bei lebhaftestem Ablauf die hier wirksamen Vorgänge verfolgt und jeder Teilvorgang in der erwarteten Art gesehen werden. Die anfliegenden *Hylastes ater* Payk. und *H. angustatus* Er. vereinigten sich über den Ballen, im Duftraum der im feuchten Lehm „verpackten" sterbenden Wurzeln zu Flugreigen-Gesellschaften. In dieser eng durcheinander fliegenden Schar wechseln Auffliegen, Landen bei vielfach stürzendem, hartem Aufschlagen mit kurzer Thanatose fortwährend ab. Daß dabei fallende Käfer öfters über die vielen in die Vertikale gerichteten Rauhigkeiten des Erdballens in die Tiefe und ins Wasser fallen, ist unvermeidlich.

Was diese Naturfallen leisteten, zeigte die Auszählung. Die gleichfalls ertrunkenen Fliegen *(Tipuliden, Sciariden, Mycetophiliden)*, meist in Zer-

Oberfläche des Tümpels, qm	*Hylastes ater*	*Hylastes angustat.*	*Thanasim. formicar.*	*Pissod. pini*
1,4	136	4	3	–
1,2	93	3	2	2
0,9	62	6	4	1
0,9	14	5	–	–
0,9	3	–	–	–[2]
0,6	42	–	3	4
Summe 5,9 qm	350	18	12	7

[2] überdacht

fall begriffen, konnten unberücksichtigt bleiben. Zu notieren waren aber die *Hylastes, Thanasimus formicarius* L. und *Pissodes pini* L.

Die Zählung des Auffanges von 6 wahllos herausgegriffenen Tümpeln ergab: (Siehe vorstehende Tabelle)

Je qm sind rund 62 *Hylastes* ins Wasser geraten. Zu diesen an den Beobachtungstagen noch nicht abgeschlossenen Ergebnissen hat es einige Zeit gebraucht, wie der Zersetzungszustand der auf dem Wasser schwimmenden, der untergesunkenen und der halb in den feinen Bodenschlamm eingetauchten Leichen erkennen ließ.

Thanasimus formicarius verliert den Halt beim heftigen Rauben, beim Sich-Jagen der Geschlechter und beim An- und Abfliegen.

Zusammenfassung

Mit den beschriebenen Beispielen werden Gewässer des engeren Lebensraumes als negative, abiotische Begrenzungsfaktoren für Ipiden bekannt. Wie sehr freilich zufallsgegeben ist, daß solche zu Flugzeiten, an Örtlichkeiten dichten Fluges, an zum Niedergehen veranlassenden Stellen usw. bestehen, braucht im einzelnen nicht wiederholt zu werden. Was das Grundsätzliche anbelangt, sind wirkungsvolle, für die ganze Population nicht gleichgültige Landschaften (Seenlandschaften), bzw. zweifellos wirkungsschwache Bereiche (Sandböden), vorstellbar geworden. Es ist bemerkenswert, welche verschiedenen physiologischen Phasen mit ihren typischen Verhaltungsweisen die Käfer ins Wasser bringen, so daß hierin die vernichtenden Veranlassungen liegen und nicht darin, daß eben Gewässer am entsprechenden Orte bestehen.

Literatur

1. Wichmann, H. E., 1952: Borkenkäfer der Latsche. Jahrb. d. Vereins zum Schutze d. Alpenpflanzen und -Tiere, 55–58, 2 Fig. (S. 56).

KLEINE MITTEILUNGEN

In Hannover wurde die

„Deutsche Gesellschaft für Parasitologie"

gegründet und am 25. 4. 1961 in Frankfurt (Main) in das Vereinsregister eingetragen.

Die Gesellschaft will alle Parasitologen und an der Parasitologie Interessierte des deutschen Sprachgebietes zusammenführen, die persönlichen Kontakte pflegen und Beziehungen zu Parasitologen und parasitologischen Gesellschaften des Auslandes anknüpfen. Unter den weiteren Aufgaben wird als besonders wichtig die Förderung des wissenschaftlichen Nachwuchses angesehen. Alle Parasitologen (Zoologen, Mediziner, Veterinärmediziner) und an der Parasitologie interessierte Wissenschaftler, Assistenten und Studenten werden gebeten, an den gestellten Aufgaben mitzuarbeiten und die Gesellschaft durch ihre Mitgliedschaft aktiv zu unterstützen. Auch ausländische Parasitologen sind als Mitglieder der Gesellschaft willkommen.

Anträge um Aufnahme sind zu richten an den Schriftführer
Dr. G. Lämmler, Frankfurt (Main)-Hoechst, Farbwerke Hoechst AG., Parasitologisches Institut.

PERSONALIEN

Prof. Dr. Erich Martini zum Gedächtnis

Am 5. Dezember 1960 ist Prof. phil., Dr. med., Dr. rer. nat. h. c. ERICH MARTINI an den Folgen eines tragischen Unfalles verstorben: Drei Tage zuvor, am 2. XII., war er von einer Straßenbahn gestreift und so unglücklich zu Fall gebracht worden, daß er einen Schädelbruch mit schwerer Gehirnerschütterung erlitt; er starb, ohne das Bewußtsein wiedererlangt zu haben. – Mit MARTINI ist ein großer Zoologe und der Begründer und führende Vertreter der medizinischen Entomologie in Deutschland dahingegangen.

ERICH CHRISTIAN WILHELM MARTINI wurde am 19. März 1880 in Rostock als Sohn des Oberlandesgerichtspräsidenten CARL MARTINI und der AGNES MARTINI, geb. KESSLER, geboren. An seine Gymnasialzeit von Ostern 1889 bis Ostern 1899 in Rostock und Schwerin schloß sich das Studium der Zoologie und Medizin bis Juli 1905 in Rostock, Tübingen und München an. MARTINI hatte hervorragende akademische Lehrer, so u. a. in Tübingen und München die Zoologen BLOCHMANN und R. HERTWIG, in Rostock den Zoologen SEELIGER und den Anatomen BARFURTH. Im Herbst 1902 wurde er auf Grund der Dissertation „Über Furchung und Gastrulation bei *Cucullanus elegans* Zed." (Z. wiss. Zool., 74, 1903) in Rostock zum Doktor der Philosophie, und Ende 1905 auf Grund der Dissertation „Beobachtungen an *Arcella vulgaris*" (Z. wiss. Zool., 79, 1905) ebenfalls in Rostock zum Doktor der Medizin promoviert.

Die Etappen seiner *Laufbahn* sind: 1906 Assistent und bald darauf Prosektor am Anatomischen Institut; 1908 Habilitation als Privatdozent für Anatomie an der Medizinischen Fakultät in Rostock mit der Schrift „Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden" (Z. wiss. Zool., I. 81, 1906; II. 86, 1907; III. Mit Bemerkungen über determinierte Entwicklung, 91, 1908. – Die Teile IV und V [ibidem, 93, 1909] dieser wichtigen Untersuchungsreihe sind erst nach der Habilitation erschienen); ab 1909 Erster Assistent am Zoologischen Institut und bald darauf Dozent für Zoologie und Vergleichende Anatomie in Tübingen, zugleich mit einem Lehrauftrag für

Forstzoologie; ab 1912 Leitung, Einrichtung und Ausbau der Entomologischen Abteilung — diese ist 1917 selbständig geworden — am Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg, und zwar zunächst als Wiss. Hilfsarbeiter, 1914 als Wiss. Assistent, 1919 als Wiss. Rat und Privatdozent für Medizinische Zoologie an der Medizinischen Fakultät Hamburg; 1923 Titular-Professor; 1930 a. o. Professor; 1939 beamteter außerplanmäßiger Professor und Abteilungsleiter; 1945 Ruhestand, bis zu seinem Tode regelmäßig Hospitant im Hamburger Tropeninstitut.

Im Jahre 1935 erhielt MARTINI die Ernennung zum Wissenschaftlichen Direktor des Deutschen Hygiene-Museums in Dresden, die er aber, um seinen Aufgaben im Hamburger Tropeninstitut nicht zu lange entzogen zu sein, von vornherein nur als eine vorübergehende Lösung – sie währte denn auch nur etwas länger als ein Jahr – bis zur Wahl eines anderen Direktors akzeptiert hatte.

Im I. Weltkrieg war MARTINI von Anfang bis zuletzt im Sanitätsdienst, erst als Oberarzt, ab 1916 als Stabsarzt, tätig, dabei über ein Jahr lang in Polen, dann als Chefarzt verschiedener Kriegslazarette in Ungarn und Italien, schließlich als Malariologe in Serbien und Mazedonien. Im II. Weltkrieg gewann der Hygieniker Prof. Dr. E. RODENWALDT MARTINI für die Leitung der Entomologischen Abteilung seines Tropenmedizinischen Instituts in der Militärärztlichen Akademie zu Berlin; die Zusammenarbeit dieser beiden hervorragenden Köpfe war organisatorisch und wissenschaftlich äußerst gedeihlich und fruchtbar. Diese Kriegszeiten führten MARTINI (beginnend als Stabsarzt, zuletzt Oberfeldarzt) mit hygienischen, besonders auch malariologischen Aufgaben nach Holland und Belgien, Rumänien, Griechenland, Italien, Albanien und Jugoslawien.

Die *wissenschaftliche Arbeit* MARTINIS hatte zunächst vor allem Nematoden, Rotatorien und Tunicaten zum Gegenstand. Sie führte zur Entdeckung der Zellkonstanz bei diesen Tieren und trug in Zusammenhang hiermit wesentlich zur Erforschung der Determination in der Entwicklung bei. — 1914 schrieb er seine erste entomologische Arbeit, und zwar über Culiciden, die dann bald in den Vordergrund seines Interesses traten: MARTINI hat die kritische, moderne Erforschung der Stechmücken in Deutschland eingeleitet und sogleich auch selbst auf einen hohen Stand gebracht. Nachdem schon 1920 — die Kriegsjahre lagen dazwischen — die damals grundlegende Schrift „Über Stechmücken, besonders deren europäische Arten und ihre Bekämpfung" (Beih. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg.) erschienen war, fanden die Arbeiten MARTINIS über Stechmücken — rund ein Drittel seiner insgesamt etwa 330 *Publikationen* — ihre Krönung in der umfassenden und gründlichen Bearbeitung (1929—1931) der Culiciden in LINDNERS großem Werk „Die Fliegen der palaearktischen Region". Dies alles ist aber nur Grundlagenforschung; es kommen, thematisch oder inhaltlich oft nicht scharf trennbar, mehr als 50 Arbeiten über von Stechmücken übertragene Krankheiten und Seuchen, im wesentlichen Malaria, hinzu, die rein referierenden Darstellungen nicht mitgerechnet. Alles in allem ein Abbild des hygienischen Gewichts der Stechmücken und ihrer Ergiebigkeit auf dem Felde der Medizinischen Entomologie. Über die anderen parasitischen oder sonstwie hygienisch wichtigen Arthropoden hat MARTINI zwar kaum Originalforschung getrieben, doch bedarf es nicht der Betonung, daß er sie beherrschte; seine Arbeiten über die Epidemiologie und Bekämpfung der entsprechenden Krankheiten und Seuchen zeigen das ja zur Genüge.

Es gibt nicht viele *Forschungsrichtungen* und -methoden, die MARTINI als Zoologe, sei es unter theoretischem oder angewandtem Aspekt, nicht betrieben hätte; wir finden in seinen Arbeiten Morphologie und Anatomie, Histologie, Physiologie, Ökologie und Gradation, Phylogenie, Taxonomie und Systematik, Tiergeographie, Nomenklatur und Technik, und die Anwendung der entsprechenden Erkenntnisse auf Epidemiologie und Bekämpfungsmethodik. Diese Vielseitigkeit tritt einem auch in den Themen und Gegenständen seiner Lehrtätigkeit an den Hochschulen und in den verschiedenen Institutionen, denen er beruflich angehört hat, entgegen. — MARTINI schuf den Begriff *„Eidonomie"* (1922, 1923) als präzise Bezeichnung für die äußeren Charaktere des Tieres, die weniger sind als das, was Morphologie und Anatomie erforschen. Dieser glückliche, korrekte Begriff sollte sich noch mehr einbürgern als es schon geschehen ist.

Eine der stärksten wissenschaftlichen Begabungen MARTINIS lag auf dem Gebiet der *Epidemiologie*, und das kennzeichnet zugleich seine geistige Weite: Die Klärung epidemiologischer Situationen, Zusammenhänge und Gesetzmäßigkeiten erheischt umfassendes Wissen über die mitspielenden Lebewesen und die beeinflussenden Faktoren, die weit über den biologischen Bereich hinausgreifen; sie geschieht mit den Methoden der Analyse und der Synthese zugleich und mit Scharfblick und Spürsinn, mit Kombinationsgabe und Intuition als Rüstzeug; sie bezieht die Ethologie und Soziologie des Menschen, die Biologie und Ökologie der Tiere und im Bereich des Unbelebten die Geographie und Topographie, Klimatologie und Meteorologie in ihren Kreis mit ein und bedient sich schließlich auch der Mittel der Statistik und Mathematik (für die MARTINI übrigens ebenfalls eine ausgesprochene Begabung hatte). Gewiß, das ist bekannt und geläufig; es hier auszusprechen ist dennoch am Platze, um das ganze Können, die geniale Begabung und die souveräne Beherrschung heterogener Stoffe bei MARTINI deutlich werden zu lassen. Eine stattliche Zahl einzelner Untersuchungen legt hiervon beredtes Zeugnis ab; Kabinettstücke und Meisterwerke sind seine „Wege der Seuchen" (1936, 1943) und jüngst noch seine „Seuchen im Menschen" (1959).

Die erwähnte *mathematische* Begabung reizte und befähigte MARTINI dazu, das gesamte epidemiologische Faktorenspiel bei einer Seuche in einer Gleichung zu fixieren. Für die Malaria hatte RONALD ROSS das begonnen; MARTINI hat es vervollkommnet und weiter ausgebaut, und er hat derartige epidemiologische Gleichungen außerdem noch für andere Seuchen aufgestellt. Auch die Gradationen der Insekten und die Korrelation zwischen Entwicklungsgeschwindigkeit und Temperatur hat MARTINI mathematisch ausgedrückt.

Mit dem gleichzeitigen Zuhausesein in der Zoologie und Medizin — fundiert in der Begabung und entwickelt im Studium mit Promotion und Habilitation in beiden Disziplinen — war MARTINI prädestiniert für ein Gebiet wie die *Medizinische Entomologie*. Er war einer ihrer namhaftesten und erfolgreichsten Begründer und Förderer von internationalem Ruf und Rang. Seine glückhafte Bipolarität — Zoologie und Medizin — hat, fast wie selbstverständlich, ihren Niederschlag in dem „Lehrbuch der Medizinischen Entomologie" gefunden (1923, weitere Auflagen 1942, 1946, 1952 — die Vorbereitung einer 5. Auflage hat MARTINI nun nicht mehr vollenden können). Dieses Werk, das längst zur internationalen Standardliteratur gehört, ist eine besonders markante Frucht seines Schaffens.

Kein Wunder, daß man *in aller Welt* MARTINIS *Rat* suchte, und daß man ihn zur Mitarbeit an der Erforschung wissenschaftlicher Fragen oder an der

Lösung epidemiologischer Probleme einlud. Außer den aus eigenem Antrieb unternommenen Studienaufenthalten in Rovigno, Ragusa (Dubrovnik), Neapel und Hilleröd weilte MARTINI zu Culiciden-, besonders *Anopheles*-Studien im Auftrage seines Institutes in Österreich (March-Niederung bei Graz, 1938), in den USA, auf Cuba und in der Panama-Zone (1913—1914), in der SU (untere Wolga, 1925), in der Türkei (Anatolien, 1926); im Auftrage der Rockefeller-Foundation, und teilweise in Zusammenarbeit mit den Forschern HACKETT und MISSIROLI, in Italien (1928, 1930, 1931, 1932), in Holland (1931), in Dänemark und Schweden (1932), in Albanien (1934) und in Ungarn (1937); im Auftrage des Völkerbundes in Rumänien (1933). Diese Studien galten in erster Linie den miteinander verbundenen Problemen der „Rassen" des *Anopheles maculipennis* und des „Anophelismus ohne Malaria"; sie haben sich als außerordentlich fruchtbar und aufschlußreich erwiesen. Es mag in diesem Zusammenhang auch der Hinweis auf die experimentellen Untersuchungen über das Verhalten der Anophelen unter verschiedenen mikroklimatischen Bedingungen am Platze sein. — Aus Anlaß internationaler oder nationaler Kongresse (Zoologie, Entomologie, Medizin, Malariologie, Mikrobiologie, Geschichte der Medizin) besuchte MARTINI, z. T. mehrfach, Österreich, Italien, Schottland, Ungarn, Algerien, Holland, Jugoslawien, Spanien, die SU und die USA.

Kein Wunder auch, daß das Schaffen MARTINIS mit vielfachen *Ehrungen* anerkannt und gewürdigt worden ist. 1935 wählte ihn die (heute so heißende) Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina zu Halle a. d. Saale zu ihrem Mitglied. Zu ihrem Ehrenmitglied wählten ihn die Deutsche Gesellschaft für angewandte Entomologie und die Deutsche Entomologische Gesellschaft, die American Society of Parasitologists und die Societas Entomologica Fennica, zu ihrem Korrespondierenden Mitglied die Helminthological Society of Washington. 1938 lag die Präsidentschaft des VII. Internationalen Entomologen-Kongresses zu Berlin in seinen Händen. 1953 zeichnete die Deutsche Entomologische Gesellschaft ihn mit der *Fabricius*-Medaille aus, nachdem man ihn zuvor schon mit der *Fritz-Richard-Schaudinn*-, mit der *Karl-Leopold-Escherich*- und mit der *Bernhard-Nocht*-Medaille geehrt hatte. Gekrönt wurden alle Ehrungen aber, als die Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Hamburg ihm zu seinem 80. Geburtstag die Würde eines Doktors der Naturwissenschaften ehrenhalber verlieh. — Die wissenschaftlichen Gesellschaften zu nennen, deren Mitglied MARTINI war, würde hier zu weit führen.

Aus der langen Reihe seiner wissenschaftlichen Publikationen werden als Schwerpunkte seiner Interessen und seines Schaffens noch sichtbar die Geschichte von Seuchen und ihren Epidemien vor allem in Europa (Malaria, Rückfallfieber, Cholera), Biographien, Sammelberichte in gewisser Zeitfolge über den jeweiligen Stand einschlägiger Forschungszweige, Beiträge zu Handbüchern und ähnlichen enzyklopädischen Werken wie *Abderhalden* (Arbeitsmethoden), *Schröder* (Entomologie), *Seybold & Woltereck* (Klima, Wetter, Mensch), *Zeiss* (Seuchenatlas), *Rodenwaldt* (Weltseuchenatlas) u.a.m.

Im Laufe seiner Stechmückenstudien hat MARTINI eine große *Sammlung* von Culiciden (Imagines und Larven), überwiegend aus Europa, ergänzt durch exotisches Belegmaterial, angelegt. Seine Sammlung, aus der die Typen der von MARTINI beschriebenen Arten an das British Museum, Natural History, in London gelangt sind, befindet sich jetzt im Institut für Spezielle Zoologie und Zoologischen Museum der Humboldt-Universität zu Berlin.

Das Bild seiner Persönlichkeit wäre nur halb, würde man sich nur den Wissenschaftler und nicht auch den *Menschen* MARTINI vergegenwärtigen. Diese Seite des Bildes kann freilich nicht frei von subjektiver Tönung sein, aber sie mag das Wesen MARTINIS vielleicht doch nicht allzu sehr verfehlen, da diese Eindrücke unter zweierlei erlebten Formen des Verhältnisses zum Verstorbenen gewachsen sind, aus dem langjährigen freien, persönlichen Umgang, und aus der mehrjährigen Unterordnung unter den Vorgesetzten während des letzten Krieges. Nur sei hier Kürze zugestanden, nicht weil ein Norddeutscher sich einem nicht leicht offenbarte — einem Norddeutschen verbirgt er sich dennoch nicht —, sondern weil beiden Norddeutschen im Persönlichen die vielen Worte nicht liegen. Die am meisten hervorragenden Charaktereigenschaften waren Herzensgüte und Hilfsbereitschaft verbunden mit Härte und unerbittlicher Selbstdisziplin.

MARTINI war schlicht und bescheiden, ohne Eitelkeit und Ehrgeiz. Er würdigte und achtete den anderen und stellte eher dessen Leistung heraus als von sich selbst zu reden. Mußte er widersprechen und kritisieren — mit seinem unbestechlichen Prüfen und Wägen und seinem Sinn für das Notwendige, Dringliche oder Praktische stand er oft gegen Lehrmeinung und Konvention —, so tat er es ohne Konzession und Verbrämung, aber niemals in verletzender Form; geschah es in mündlicher Unterhaltung, so verlor es die Spitze, weil er gleich Anregung und Weiterhelfen hinzufügte, und weil er Anerkennung, wo sie am Platze blieb, aussprach. Zeugnis für den wahren Pädagogen: Der Kritisierte fühlte sich ermutigt und angespornt. — Sein Witz steigerte sich leicht und gern zu Spott und Satire, aber kaum je gegen eine Person: Man hat es von MARTINI nicht gekannt, daß er jemanden herabsetzte; es war ein Wesenszug von ihm, am anderen, hörte er ablehnende Urteile, doch immer das Positive hervorzukehren.

Gespräche über wissenschaftliche Fakten und Fragen waren ihm Genuß und Bedürfnis; solche Diskussionen gingen oft weit über Mitternacht hinaus. Er sprach dabei freimütig auch über seine eben erst gewonnenen Befunde oder Konzeptionen — Zeichen überlegener Selbstsicherheit und wohltuenden Vertrauens.

Die Güte und die Weisheit seines Herzens, sein tiefer und köstlicher Humor gaben ihm Gelassenheit und Drüberstand: wie oft war er der ruhende Pol im Widerstreit von Meinungen und Zielen, und wie oft führte seine Autorität zu Vermittlung und Ausgleich!

MARTINI war nicht „bequem", nicht für den anderen, dem er in kritischem Urteil und Anforderung nichts nachließ und schenkte, bequem auch nicht in der Wissenschaft, wo immer er Unzulänglichkeit oder Fehldenken, mystifizierendes Geschwafel oder Verkauf von Spekulationen und Hypothese als Wahrheit sah; aber er war eben auch für sich selbst nicht bequem: Soviel er dem anderen abverlangte, es war immer noch weniger als er es, schonungslos gegen sich selbst, vorlebte. Bewundernswert sein Fleiß und seine Intensität, erstaunlich seine Ausdauer, physisch wie geistig, und seine Ökonomie im Umgang mit der Zeit. Auch und gerade als Vorgesetzter war MARTINI, weil seine Gerechtigkeit und Objektivität, seine Ritterlichkeit und sein Einstehen für den Mitarbeiter unübertrefflich waren, verehrt, nein geliebt: Das Epitheton „VATER MARTINI" zeugt davon; man sprach es im schönsten Sinne des Wortes aus.

MARTINI ist das Glück beschieden gewesen, eine Lebensgefährtin gefunden und gehabt zu haben, die ihm über Familie und Haus hinaus auch in seiner

Arbeit eine verständnisvolle und helfende Kameradin war: ERNA, geb. HANSEN. Des Verständnisses und der Hilfe seiner Gefährtin konnte MARTINI sicher sein; denn sie war zuvor im Tropeninstitut schon seine Mitarbeiterin gewesen. Wenn wir dessen, was MARTINI uns gewesen ist, hier dankbar gedenken, so sollten wir dabei die Gemeinsamkeit mit seiner Gattin und Kameradin nicht vergessen, die ihrem Manne bei vielem zur Hand war, was er uns gegeben hat! — Der Ehe sind zwei Kinder entsprungen: OSKAR (* 1936, heute Student der Medizin) und HILDBURG (* 1939, Studentin der Theologie und Philologie). Mutter und Kinder werden über ihrem Schmerz auch das Glück empfinden, einen in der Wissenschaft und in der Welt so geachteten und verehrten Gatten und Vater gehabt und ihn so lange gehabt zu haben.

Ein universaler Wissenschaftler, ein großer Mensch ist uns genommen worden. Daß ein Leben in Gesundheit und Kraft so lange und an schöpferischer Leistung bis zum letzten Tage so reich ausgefüllt, daß das Werk so original, so überragend und befruchtend gewesen, ist eine seltene, beglükkende Begnadung. Dennoch, dieses Leben war noch nicht ausgeschöpft, noch nicht erfüllt. MARTINI hatte noch vieles Neue und Wesentliche zu sagen. Der Tod des Achtzigjährigen kam vorzeitig, und daher ist er tragisch. Wir verneigen uns in Trauer, da wir ihn nun nicht mehr haben, aber auch in Dankbarkeit, da er uns in unserer Wissenschaft so reich beschenkt hat, und nicht zuletzt in Zuneigung und Verehrung, da er uns menschlich ein so unantastbares, liebenswürdiges Vorbild gewesen ist. Wir werden ihn nie vergessen, er wird weiter unter uns sein und uns anspornen, seine Wissenschaft fortzuführen, so gut wir es können. Nur dies ist es, was MARTINI von uns erwarten würde. — Wenn es erlaubt ist, den Zeilen, die dem Heimgegangenen gelten, einen persönlichen Ton hinzuzufügen, so ist es mein eigener Dank für alles, was ich im fachlichen und menschlichen Bereich von ihm empfangen habe!

F. PEUS

BERICHTIGUNGEN

Auf S. 302 in Band 47, Heft 3, muß bei der Arbeit von F. NEUBECKER „Beitrag zur Biologie von *Blaberus craniifer* Burm. (Orthoptera, Blattidae) und vergleichende Untersuchungen zum Wirkungsmechanismus der chlorierten Kohlenwasserstoffe Chlordan und Heptachlor" auf Wunsch der nat.-wiss. Fakultät der Universität Mainz als Fußnote vermerkt werden: „Dissertation Mainz 1958."

In Band 48, Heft 1, im Beitrag von E. NATON „Über die Entwicklung des schwarzbraunen Mehlkäfers *Tribolium destructor* Uyttenb. Teil III" muß es heißen:

Seite 59: Statt Die Morphologischen Schäden . . . lies *Die morphologischen Schäden . . .*

Seite 60: Statt von 1 auf $^1/_4$/g lies *von 1 auf* $^1/_4\gamma$/g

Seite 63, Fig. 3b: Statt K (rechts, Mitte) lies K_1
Statt K (links, unten) lies K_2
Statt K (links, oben) lies K_3
Statt K (unten, Mitte) lies K_4
Statt K (unten, rechts) lies K_5

Seite 64, Fig. 4b: Statt U lies „Ü"

Seite 66, Fig. 8: Figur ist um 180° zu drehen.

Wir liefern aus:

Bodenbildung, Zuwachs und Gesundheitszustand von Fichtenbeständen erster und zweiter Generation

1. Nord-Seeland

Von Erik Holmsgaard, H. Holstener-Jørgensen und A. Yde-Andersen

Aus dem Dänischen übersetzt von George Goetz

Sonderdruck aus „Das forstliche Versuchswesen in Dänemark", Band XXVII, 1961

1961 / 167 Seiten mit 23 Abbildungen und 20 Tabellen im Text und in einem Anhang
Kartoniert 9,— DM / Kommissionsverlag: Paul Parey, Hamburg und Berlin

Je älter der Kulturwald wird, desto wichtiger wird es, Näheres darüber zu wissen, ob und in welchem Ausmaß sich der fortgesetzte Anbau einer einzigen Baumart bedenklich oder gar nachteilig auswirkt. Ist es doch gerade die Besorgnis vor einer Gefährdung der Bodenfruchtbarkeit, vor Zuwachsrückgang und zunehmender Krankheitsanfälligkeit, die viele Forstwirtschaftler Mischkulturen und Baumartenwechsel Monokulturen der höchstproduzierenden Baumart vorziehen läßt.

Im Bereich zweier dänischer Forstämter hat man speziell für den Anbau von Fichten diese Frage durch eine Reihe von Untersuchungen zu klären versucht, deren Durchführung und Ergebnisse in der vorliegenden Schrift behandelt werden. Auf Grund eigener Untersuchungen paarweise gleichaltriger Fichtenbestände erster und zweiter Generation zeigen die Verfasser, wie sich in den Wäldern des nördlichen Seeland der Einfluß der Fichtengenerationen auf die Bodenbildung, den Zuwachs und den Gesundheitszustand auswirkt. Dadurch, daß Nachbarbestände verschiedener Generationen in die Untersuchung mit einbezogen wurden, ließen sich einige Fehlermöglichkeiten ausschalten, durch die frühere Untersuchungen dieses Fragenkreises belastet sind.

Die Verfasser vergleichen ihre Untersuchungsergebnisse jeweils mit der wichtigeren Fachliteratur auf diesem Gebiet, wobei einige bekannte deutsche Untersuchungen über Bodenzerstörung und Zuwachsrückgang als Folgen fortgesetzten Fichtenanbaues kritisch überprüft werden. Dabei gelangen die Verfasser zu dem Ergebnis, daß keinerlei Beweis vorliegt für die Richtigkeit des Dogmas von den nachteiligen Wirkungen fortgesetzten Fichtenanbaues.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

FORSTWISSENSCHAFTLICHE FORSCHUNGEN

Beihefte zum „Forstwissenschaftlichen Centralblatt"

Herausgegeben von Prof. Dr. H. v. PECHMANN, München

Im Juni 1961 erschien als 14. Heft:

Die Wälder Venezuelas

Von o. Univ.-Prof. em. Dr. KURT HUECK

1961 / 127 Seiten mit 44 Abbildungen, 12 Tabellen, einer spanischen Zusammenfassung sowie mit spanischen Untertiteln bei den Abbildungen / Kartoniert 22,50 DM
Für Bezieher des „Forstwissenschaftlichen Centralblattes" 18,— DM

Seitdem die Waldverwüstungen in Nordamerika immer größeren Umfang angenommen haben und das Ende der Holzvorräte in diesen Waldungen fast vorausberechnet werden kann, wendet sich das Interesse des internationalen Holzhandels in verstärktem Maße dem südamerikanischen Wald zu. Unter dieser Blickrichtung ist auch die vorliegende Arbeit entstanden. Ihr Verfasser hat wie kein anderer deutscher Forstbotaniker in jahrelanger Arbeit in allen wichtigen Waldgebieten des südamerikanischen Halbkontinents Gelegenheit gehabt, diese unendlichen Wälder aus eigener Anschauung kennenzulernen, zuletzt als Forst-Experte der UNO-FAO beim Aufbau eines lateinamerikanischen forstlichen Instituts in Merida (Venezuela).

Seine nach Inhalt und Umfang einmalige Veröffentlichung über die Wälder Venezuelas gliedert sich in die folgenden Kapitel:

Der tropische Regenwald — Der Alisiowald (= Passatwald) — Der Trockenwald — Der Bergwald — Der hochandine Polylepiswald — Die Mangrove — Die Chaparrales — Die Baumbestände (Galeriewälder u. a.) in den Grasfluren der Llanos.

Jedes dieser Kapitel ist wiederum unterteilt im Hinblick auf die geographische Verbreitung, die ökologischen Verhältnisse, die Holzartenzusammensetzung und die wirtschaftliche Bedeutung der untersuchten Wälder.

Erstmalig wird für den venezolanischen Regenwald eine Gliederung nach Standorttypen gegeben, und es werden für jeden Typ die charakteristischen Nutzholzarten genannt.

Für den Forstmann sind die Hinweise über die Keimung der Regenwaldbäume, über die Geschwindigkeit des Wachstums und über die bisherigen Erfahrungen bei der Anzucht von größter Bedeutung.

Wegen seiner vielseitigen Darstellungsweise ist das Buch nicht nur für den Waldbauer, sondern vor allem für den Pflanzen- und Wirtschaftsgeographen sowie für den Holzfachmann eine wichtige Grundlage, um so mehr, als die behandelten Fragegebiete in Europa noch wenig bekannt sind.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN